

Aus dem Genetischen Institut der Universität Helsinki.
ZUR ZYTOLOGIE DER PARTHENOGENETISCHEN
CURCULIONIDEN DER SCHWEIZ.

Von
ESKO SUOMALAINEN.

Mit 27 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Mai 1954.)

Inhalt.	Seite
I. Einleitung	627
II. Untersuchungsmaterial	628
III. Untersuchungstechnik	629
IV. Die Chromosomenverhältnisse bei den untersuchten Curculioniden	630
1. Die bisexualen Arten und Rassen	630
2. Die parthenogenetischen Arten und Rassen	630
a) Die triploiden Arten und Rassen	630
b) Die tetraploiden Arten und Rassen	637
c) Die pentaploiden Arten	637
d) Arten, die in der Schweiz sowohl eine bisexuelle als eine partheno- genetische Rasse aufweisen	637
e) Arten, die in der Schweiz zwei zytologisch verschiedene partheno- genetische Rassen haben	639
V. Die Größenverhältnisse der verschiedenen Curculionidenrassen	642
VI. Besprechung der Ergebnisse	644
1. Die Chromosomenzahlen der bisher untersuchten parthenogenetischen Curculioniden	644
2. Die Verbreitung der verschiedenen Rassen ein und derselben Art	645
a) Die Verbreitungsverhältnisse in der Schweiz	645
b) Die Verbreitungsverhältnisse im allgemeinen	649
3. Anteil der polyploiden parthenogenetischen Formen am Artenbestand in verschiedenen Gegenden	651
Zusammenfassung	653
Literatur	655

I. Einleitung.

Die parthenogenetischen Rüsselkäfer, *Curculionidae*, sind eines der besten Beispiele dafür, wie die Parthenogenese bei Tieren die Entstehung der Polyploidie möglich macht. Bei ihnen ist die Parthenogenese in den Unterfamilien *Otiorrhynchinae* und *Brachyderinae* eine verhältnismäßig häufige Erscheinung. Von den bis jetzt zytologisch untersuchten 18 parthenogenetischen Rüsselkäferarten oder -rassen hat sich nur eine als diploid erwiesen; 12 Arten oder Rassen sind triploid, 4 tetraploid und eine sogar pentaploid (SUOMALAINEN 1940a und b, 1947, 1948; MIKULSKA 1953).

Viele von den Curculionidenarten der obenerwähnten Unterfamilien treten sowohl in einer bisexuellen als auch in einer parthenogenetischen Rasse auf. In sämtlichen untersuchten Fällen hat sich die erstere Rasse als diploid, die letztere als polyploid erwiesen. Weiter hat es sich herausgestellt, daß dieselbe Rüsselkäferart auch mehrere, dem Polyploidiegrad nach verschiedene parthenogenetische Rassen haben kann. Auf diese Weise kann ein und dieselbe Art in fortpflanzungsbiologisch und zytologisch nicht wenig voneinander abweichende Rassen aufgeteilt sein (SUOMALAINEN l. c.).

Diese zytologisch verschiedenen Rassen weisen, jedenfalls in recht vielen Fällen, auch eine verschiedene geographische Verbreitung auf. Als besonders interessant haben sich diese Verhältnisse in den Ostalpen herausgestellt, wo die Verbreitung der verschiedenen Rassen in einem Abhängigkeitsverhältnis zu den einstigen Vereisungsphasen der Alpen zu stehen scheint (JAHN 1941, SUOMALAINEN 1945, 1947). Die Sache wird noch interessanter dadurch, daß SEILER (1946) Entsprechendes in klarer Ausprägung auch bei den verschiedenen Rassen der Psychide *Solenobia triquetrella* in der Schweiz festgestellt hat.

Das von mir bisher zytologisch untersuchte Rüsselkäfermaterial stammt zur Hauptsache aus Nordeuropa (Fennoskandien) sowie aus den Ostalpen (den österreichischen Kalkalpen). Dazu hat MIKULSKA (1949, 1951, 1953) mehrere hauptsächlich der Gattung *Otiorrhynchus* angehörige Rüsselkäferarten in Polen zytologisch untersucht. Es ist zur Klärung vieler mit der Parthenogenese und Polyploidie der Curculioniden verknüpfter Fragen wichtig zu erfahren, welcherlei fortpflanzungsbiologisch und zytologisch verschiedene Rassen bei jeder Art vorkommen und wie diese verschiedenen Rassen verbreitet sind. Zu diesem Zweck müssen die betreffenden Arten aus verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes zytologisch untersucht werden. In diesem Sinne ist auch vorliegende Untersuchung ausgeführt worden. Daß das Material in der Schweiz gesammelt wurde, kommt teils daher, daß es dort, wie in den Gebirgen Mittel- und Südeuropas überhaupt, zahlreiche Vertreter der Unterfamilien *Otiorrhynchinae* und *Brachyderinae* gibt, teils wiederum war es interessant zu erfahren, ob die Verbreitung der verschiedenartigen Rüsselkäferassen in der Schweiz ihrer Richtung nach eine ähnliche wie die der entsprechenden Rassen der von SEILER (l. c.) untersuchten *Solenobia triquetrella* ist.

II. Untersuchungsmaterial.

Das Untersuchungsmaterial wurde von mir hauptsächlich im Frühling und Vorsommer des Jahres 1948 an verschiedenen Orten in der Schweiz gesammelt. Für die Beschaffung eines Teiles meines Materials bin ich den Herren Dr. V. ALLENSPACH, Sekundarlehrer A. LINDER und Prof. Dr. J. SEILER zum Dank verpflichtet.

Sämtliche Lokalitäten, wo Material für die vorliegende Untersuchung gesammelt worden ist, sind in der in Abb. 1 wiedergegebenen Karte eingetragen.

Im ganzen umfaßt mein hier näher behandeltes Material 6 bisexuelle *Otiorrhynchus*-Arten und 16 parthenogenetische *Otiorrhynchus*- oder andere nahe verwandte Curculionidenarten. Dazu kommen noch 2 Arten, von denen in der Schweiz sowohl eine bisexuelle als auch eine parthenogenetische Rasse gefunden wurde. Genauere Angaben über den Ursprung und den Umfang des Materials sind im Zusammenhang mit den Artenbesprechungen zu finden. Die untersuchten Arten hat Herr Sekundarlehrer A. LINDER (Ortschwaben bei Bern) bestimmt oder meine Bestimmungen bestätigt, wofür ich ihm bestens danke.

Der Nomenklatur hat der „Catalogus Coleopterorum regionis palaearcticae“ von WINKLER (1932) zugrunde gelegen.

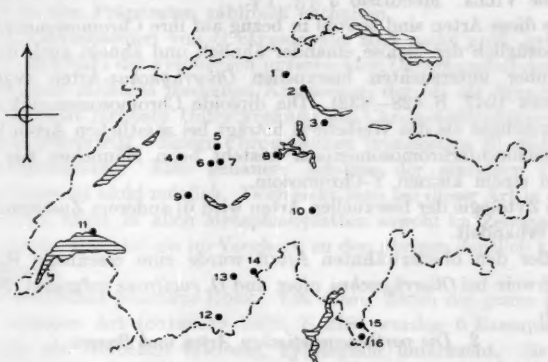


Abb. 1. Übersicht der Ortschaften in der Schweiz, aus denen das Material für die vorliegende zytologische Untersuchung stammt. 1. Lägern. 2. Zürich. 3. Biberbrücke. 4. Ortschwaben. 5. Sumiswald. 6. Signau. 7. Langnau. 8. Pilatus. 9. Gurnigel. 10. Andermatt. 11. Lausanne. 12. Zermatt. 13. Zeneggen. 14. Berisal. 15. Monte Generoso. 16. Mendrisio.

III. Untersuchungstechnik.

Zur Untersuchung der Oogenese wurden Ovarien, die reife Eier enthielten, fixiert und als Schnittpreparate untersucht. Zum geringen Teil wurden auch abgelegte Eier verwandt. Die Ovarien und die abgelegten Eier wurden mit Carnoygemisch (6:3:1) fixiert und danach nach der Buthylalkoholmethode in Parovax eingebettet. Die Dicke der Parovaxschnitte betrug bei dem Oogenesematerial 15 μ . Sie wurden nach FEULGEN gefärbt.

Zur Untersuchung der Spermatogenese wurden Testes von Imagines herauspräpariert. Zur Fixierung und Färbung wurde Karminessigsäure benutzt. Häufig wurden die Präparate mit dem Gemisch von BOVIN-ALLEN-BAUER nachfixiert und nach FEULGEN nachgefärbt.

Die Zeichnungen sind mit Hilfe des Objektivs 120mal (Apochromat), des Okulars 25mal und des ABBESCHEN Zeichenapparates (alles Zeiss) auf der Höhe des Objektisches ausgeführt worden. Die Vergrößerung ist, nachdem die Abbildungen beim Klichieren auf $\frac{2}{3}$ der ursprünglichen Größe verkleinert sind, also 2000fach. In den Bildertexten gelten folgende Abkürzungen: KES = Fixierung und Färbung mit Karminessigsäure. C + Feulg. = Fixierung mit Carnoygemisch (6:3:1) und Färbung nach FEULGEN.

IV. Die Chromosomenverhältnisse bei den untersuchten Curculioniden.

1. Die bisexualen Arten und Rassen.

Von den bisexualen *Otiorrhynchus*-Arten konnte ich aus der Schweiz Material von 6 Arten erhalten. Anzahl und Herkunft der untersuchten Individuen sind bei den verschiedenen Arten, wie folgt: *O. salicicola* HEYD. v. *pseudonotus* AFF. Mendrisio 2 ♂♂, 2 ♀♀. *O. meridionalis* GYLL. Lausanne 3 ♂♂. *O. vehemens* BOH. Mendrisio 1 ♂, 1 ♀. *O. fuscipes* OL. Lägern 2 ♂♂, 1 ♀; Gurnigel 2 ♂♂, 1 ♀. *O. morio* F. Biberbrücke 1 ♂, 1 ♀; Ortschaften 1 ♀; Sumiswald 1 ♂, 1 ♀; Gurnigel 1 ♂, 1 ♀. *O. carmagnolae* VILLA. Mendrisio 3 ♂♂, 1 ♀.

Alle diese Arten sind sowohl in bezug auf ihre Chromosomenzahl als auch bezüglich der Meiose einander ähnlich und ähneln auch den von mir früher untersuchten bisexualen *Otiorrhynchus*-Arten (vgl. SUOMALAINEN 1947, S. 428—432). Die diploide Chromosomenzahl sowohl des Männchens als des Weibchens beträgt bei sämtlichen Arten 22 und das Geschlechtschromosomenpaar besteht beim Männchen aus einem X- und einem kleinen Y-Chromosom.

Die Zytologie der bisexualen Arten wird in anderem Zusammenhang näher behandelt.

Außer den obenerwähnten Arten wurde eine bisexuelle Rasse in der Schweiz bei *Otiorrhynchus niger* und *O. rugifrons* gefunden (Näheres später).

2. Die parthenogenetischen Arten und Rassen.

Nachstehend werden die Chromosomenverhältnisse bei insgesamt 18 parthenogenetischen Arten behandelt. Von diesen sind 11 triploid, eine tetraploid und eine pentaploid. Dazu kommen noch 2 Arten, die in der Schweiz eine diploide bisexuelle und eine triploide parthenogenetische Rasse haben, und wieder 3 andere Arten, die daselbst sowohl eine triploide als eine tetraploide parthenogenetische Rasse aufweisen. Bei sämtlichen parthenogenetischen Arten und Rassen machen die Eizellen nur eine Reifungsteilung durch, die eine Äquationsteilung ist.

In der Literatur habe ich über 4 von den untersuchten Arten, nämlich *Otiorrhynchus paucillius*, *O. subcostatus*, *Tropiphorus carinatus* und *Tr. cucullatus*, keine Mitteilungen über Parthenogenese gefunden.

a) Die triploiden Arten und Rassen.

Otiorrhynchus chrysocomus GM. Diese Art tritt in den Ostalpen sowohl in einer bisexualen als auch in einer parthenogenetischen Rasse auf. Die erstere kennt man zwar nur aus der Koralpe und der Stubalpe (Näheres bei JAHN 1941, S. 367). Wenngleich die Art in den Schweizer Alpen häufig ist (STIERLIN 1898, S. 229), fand ich sie dort nur in Zenggen und Berisal in den Walliser Alpen. An diesen beiden Orten war

O. chrysocomus häufig, und die zahlreichen gesammelten Exemplare waren alle Weibchen. Die Art ist also an beiden letztgenannten Orten — ganz wie im größten Teil ihres Verbreitungsgebietes — parthenogenetisch, was auch durch die zytologischen Befunde bestätigt wurde.

Insgesamt 13 Weibchen, 8 aus Zeneggen und 5 aus Berisal, wurden zytologisch untersucht. Sie waren alle triploid. In der Metaphaseplatte der einzigen Reifungsteilung sind 32 oder 33 univalente Chromosomen zu finden (Abb. 2). Die exakte Bestimmung der Chromosomenzahl war freilich nur in 5 Platten möglich. Drei von diesen scheinen 33 und zwei 32 Chromosomen zu haben. Platten mit etwas über 30 Chromosomen waren in den Präparaten zahlreich enthalten.

Die Chromosomen von *O. chrysocomus* sind recht groß, größer als bei der Mehrzahl der zytologisch untersuchten *Otiorrhynchus*-Arten. Sie zeigen einen meistens medianen Kinetochor, der oft als Einschnürung oder als nicht färbbare Unterbrechung des Chromosomenkörpers recht deutlich hervortritt. Einige Chromosomen (mindestens 6) sind jedoch ungleichschenkelig. Eine genauere Analyse der einzelnen Chromosomentypen ist nicht möglich. Doch sieht man bei dieser Art in einigen, wenschon nicht in allen Metaphaseplatten sowohl im Zeneggerer als im Berisaler Material ein im Vergleich zu den übrigen deutlich kleineres Chromosom.

Otiorrhynchus pauxillus ROSH. Von dieser durch die ganze Schweiz nicht seltenen Art (STIERLIN 1898, S. 218) wurden 6 Exemplare, die sich alle als Weibchen erwiesen, zytologisch untersucht. Sie waren sämtlich in Gurnigel westlich vom Thuner See erbeutet worden. Für dieses Material bin ich Herrn Sekundarlehrer A. LINDER dankbar.

Alle untersuchten Exemplare waren triploid mit 33 Chromosomen (Abb. 3). Freilich gelang es mir nur in 2 Metaphaseplatten der Reifungsteilung exakt die genannte Chromosomenzahl zu konstatieren. Platten mit etwas über 30 Chromosomen waren in den Präparaten etwa 10 enthalten. Die Chromosomen sind bei dieser Art viel kleiner als bei der vorigen. Sie sind verschieden groß, die Größenunterschiede sind indessen so kontinuierlich, daß eine genauere Analyse der einzelnen Chromosomentypen nicht möglich ist. Letzteres gilt den meisten von den untersuchten Arten.

Otiorrhynchus salicis STRÖM. Diese Art pflanzt sich nach JAHN (1941, S. 368) im größten Teil ihres Verbreitungsgebietes, so in Nordeuropa, in der Schweiz, in den Sudeten, Karpathen und auf der Balkanhalbinsel, parthenogenetisch fort. In den Alpen tritt sie jedoch sowohl in einer bisexuellen als auch in einer parthenogenetischen Rasse auf. Die meisten Fundorte der ersteren liegen in den Ostalpen. JAHN erwähnt indessen 2 Fundorte (Königsstuhlgebiet, Goldeckgebiet) in den Ostalpen, wo die parthenogenetische Rasse festgestellt worden ist. In

Lunz am See in den österreichischen Kalkalpen kommen beide Rassen nebeneinander vor (SUOMALAINEN 1947, S. 428, 432 und 435). Die bisexualle Rasse erwies sich dort als diploid und die parthenogenetische als triploid. Die Triploidie der parthenogenetischen Rasse ist auch in Südnorwegen (SUOMALAINEN 1948, S. 210) sowie in der Tatra in Polen (MIKULSKA 1951) festgestellt worden.

Wenngleich *O. salicis* in der Schweiz stellenweise auf Nadelholz häufig ist (STIERLIN 1898, S. 224), fand ich die Art dort nur in Berisal in den Walliser Alpen und in Andermatt (Kanton Uri). An diesen

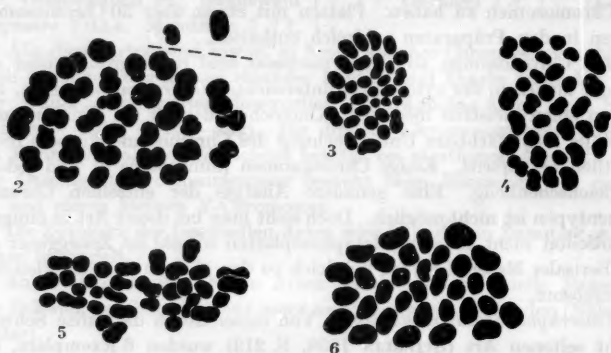


Abb. 2—6. Metaphasen der Reifungsteilung des parthenogenetischen Weibchens. Abb. 2. *Otiorrhynchus chrysocomus*. Zeneggen. 33 Chromosomen. Abb. 3. *O. paucillus*. Gurnigel. 33 Chromosomen. Abb. 4. *O. salicis*. Berisal. 33 Chromosomen. Abb. 5. *O. subcostatus*. Gurnigel. 33 Chromosomen. Abb. 6. *O. singularis*. Langnau. 33 Chromosomen. Alles C + Feulg.

beiden Orten war sie auf einer beschränkten Fläche häufig und die zahlreichen gesammelten Exemplare waren alle Weibchen. *O. salicis* ist also an beiden letztgenannten Orten parthenogenetisch.

Insgesamt 8 Weibchen, 5 aus Berisal und 3 aus Andermatt, wurden zytologisch untersucht. Sie waren alle triploid. In der Metaphaseplatte der Reifungsteilung findet man 33 univalente Chromosomen (Abb. 4). Es war mir möglich, die genannte Zahl in 8 Platten exakt zu konstatieren. In einer Metaphaseplatte waren nur 32 Chromosomen vorhanden. Etwas über 30 Chromosomen wurden in mehreren Platten konstatiert. Die Größenunterschiede der Chromosomen sind ziemlich groß, die einzelnen Chromosomentypen sind jedoch nicht genauer analysierbar. Manche Chromosomen zeigen einen deutlich medianen Kinetochor.

Otiorrhynchus singularis L. Es ist wahrscheinlich, daß sich diese Art überall in ihrem Verbreitungsgebiet parthenogenetisch vermehrt (vgl. SUOMALAINEN 1947, S. 433—435). *O. singularis* ist früher aus

Helsinki in Finnland und aus der Umgebung von Berlin zytologisch untersucht worden (SUOMALAINEN l. c.). An diesen beiden Orten erwies sich die Art als triploid.

O. singularis ist häufig überall in der ebenen Schweiz (STIERLIN 1898, S. 220). Mein Schweizer Untersuchungsmaterial stammt von mehreren Orten, nämlich aus Berisal, Langnau, Signau und Zürich. An allen diesen Orten wurden nur Weibchen erbeutet, doch zu mehreren an jedem Ort. Dessen ungeachtet war es mir nur von 5 Exemplaren — 2 von diesen stammen aus Langnau und die 3 anderen von je einem von den übrigen ebengenannten Orten — möglich, taugliche zytologische Präparate zu erhalten. Die untersuchten Tiere waren alle triploid und untereinander, sowie mit den früher untersuchten finnischen und deutschen Exemplaren zytologisch gleich. Alle 9 Eier, die eine exakte Bestimmung der Chromosomenzahl erlaubten, zeigten in der Metaphaseplatte 33 Chromosomen (Abb. 6). Platten mit etwas über 30 Chromosomen waren in den Präparaten mehrere enthalten. Die Chromosomen sind recht groß, und die meisten von ihnen zeigen einen nahezu medianen Kinetochor, der oft als deutliche Einschnürung oder als nicht färbbare Unterbrechung des Chromosomenkörpers hervortritt.

Otiorrhynchus subcostatus STIERL. Von dieser in der Schweiz hauptsächlich nur in den Zentralalpen vorkommenden *Otiorrhynchus*-Art (STIERLIN 1898, S. 220) wurden insgesamt 6 Exemplare, die sich alle als Weibchen erwiesen, zytologisch untersucht. Sie waren alle in Gurnigel erbeutet worden. Auch für dieses Material schulde ich Herrn Sekundarlehrer A. LINDER Dank.

Wenigstens 4 von den untersuchten Exemplaren waren triploid. In der Metaphaseplatte der Reifungsteilung findet man 33 Chromosomen (Abb. 5). Die exakte Bestimmung der Chromosomenzahl war allerdings nur in 2 Platten möglich. Platten mit etwas über 30 Chromosomen waren in den Präparaten 3 vorhanden. Die Chromosomen sind bei dieser Art verhältnismäßig groß, und manche von ihnen zeigen einen nahezu medianen Kinetochor.

Otiorrhynchus sulcatus F. Bei dieser Art ist parthenogenetische Vermehrung vielmals festgestellt worden (FEYTAUD 1917, THIEM 1932, SUOMALAINEN 1947). Es ist recht wahrscheinlich, daß die Art im größten Teil ihres ausgedehnten Verbreitungsgebietes parthenogenetisch ist. Die bisexualle Rasse ist nach HORION (1949, S. 213) nur aus Ober- und Mittelitalien bekannt. *O. sulcatus* ist früher aus Helsinki in Südfinnland (SUOMALAINEN 1947, S. 346) und aus Naumburg in Mitteldeutschland (SEILER 1947) zytologisch untersucht worden. Die Art erwies sich an diesen beiden Orten als triploid.

Aus der Schweiz, wo die Art ziemlich häufig ist (STIERLIN 1898, S. 226), wurden 2 Weibchen, eines aus Zürich und eines aus Mendrisio

im Tessin, untersucht. Auch sie waren beide triploid. In 4 Metaphaseplatten der Reifungsteilung wurden 33—34 Chromosomen gezählt. Zwei von diesen Platten scheinen 33 Chromosomen zu haben. In den übrigen 2 ist es schwer zu entscheiden, ob die Chromosomenzahl 33 oder 34 ist.

Barynotus moerens F. Diese *Barynotus*-Art ist früher aus Lunz am See in den österreichischen Kalkalpen zytologisch untersucht worden (SUOMALAINEN 1947, S. 437). Dort erwies sich die Art als parthenogenetisch und pentaploid mit 55 Chromosomen.

Barynotus moerens ist nach STIERLIN (l. c., S. 263) in der Schweiz selten. Mein Schweizer Untersuchungsmaterial stammt aus der Umgebung von Zürich, wo alle gesammelten Exemplare — insgesamt etwa 15 — Weibchen waren. Von diesen wurden 3 zytologisch untersucht. Sie waren alle triploid mit 33 Chromosomen (Abb. 7). Es gelang mir in 5 Metaphaseplatten der Reifungsteilung exakt die genannte Zahl von Chromosomen zu konstatieren. Dazu kommen noch einige Platten, die ungefähr 33 Chromosomen zeigen. Die Chromosomen sind, wie auch bei der anderen früher zytologisch untersuchten *Barynotus*-Art, *B. obscurus* (SUOMALAINEN 1940 a, S. 59; 1940 b, S. 92—93), recht groß und zeigen oft einen deutlichen, nahezu medianen Kinetochor. Eine genauere Analyse der einzelnen Chromosomentypen ist jedoch nicht möglich.

Polydrosus mollis STROEM. Diese Art vermehrt sich im größten Teil ihres Verbreitungsgebietes parthenogenetisch; denn obwohl die Art fast in ganz Europa und Nordsibirien häufig vorkommt, kennt man die bisexuelle Rasse nur vom nordwestlichen Balkan (Jugoslawien, Albanien) (PENECKE 1922, S. 175). Die Art ist jedenfalls sowohl in verschiedenen Gegenden Südfinnlands (SUOMALAINEN 1940 a, S. 54; 1940 b, S. 68—69) als in Polen (MIKULSKA 1949) diploid mit 22 Chromosomen.

Von dieser in der Schweiz nicht seltenen Art wurden insgesamt 13 schweizerische Weibchen zytologisch untersucht. Sechs von diesen waren auf dem ehemaligen Nunatakberg, der Lägern, nordwestlich von Zürich, eines in Zürich, 2 in Orschwaben, eines in Signau, eines in Langnau und 2 auf dem Monte Generoso am Luganersee im Tessin erbeutet worden. Die untersuchten Tiere waren alle untereinander zytologisch gleich und triploid. Von den 15 Eiern, die eine exakte Bestimmung der Chromosomenzahl erlaubten, zeigten 9 in der Metaphaseplatte 33 Chromosomen (Abb. 8) und sechs 32 Chromosomen. Platten mit etwas über 30 Chromosomen waren in den Präparaten recht viele enthalten. In der Metaphaseplatte der diploiden finnischen Tiere kann man 4 metazentrische Chromosomen unterscheiden, die deutlich größer als die anderen sind (vgl. SUOMALAINEN l. c.). Erwartungsgemäß ist die Zahl der entsprechenden Chromosomen bei den triploiden Schweizer

Tieren 6. Trotz der ungleichen Größe der übrigen Chromosomen lassen sich die einzelnen Chromosomentypen nicht genauer analysieren.

Im Sommer 1952 fand ich gelegentlich einer Exkursion nach dem Kaiserstuhl in der oberrheinischen Tiefebene in den dortigen Vulkangebirgen mehrere *Polydrosus mollis*-Weibchen. Drei von diesen wurden zytologisch untersucht. Sie waren alle wie die schweizerischen Exemplare triploid mit 32 oder 33 Chromosomen.

Sciaphilus asperatus BONSD. Diese Art vermehrt sich wahrscheinlich überall in ihrem Verbreitungsgebiet parthenogenetisch. Sie ist wenigstens sowohl in verschiedenen Gegenden Südfinnlands (SUOMALAINEN 1940a, S. 57; 1940b, S. 82—84) als auch in der Umgebung von Berlin (SUOMALAINEN 1947, S. 436) triploid.

Die Art ist in der ebeneren Schweiz häufig (STIERLIN 1898, S. 246). Insgesamt 15 Weibchen von dort wurden zytologisch untersucht. Fünf von diesen stammen aus der Umgebung von Zürich, 5 aus Ortschaften, 3 aus Signau und 2 aus Sumiswald. Alle waren triploid mit 33 Chromosomen (Abb. 9). Die exakte Feststellung der Zahl gelang bei insgesamt 23 Eiern. Außerdem scheinen in 3 Metaphaseplatten der Reifungsteilung 32 Chromosomen vorhanden zu sein. Platten mit etwas über 30 Chromosomen waren in den Präparaten recht reichlich enthalten. Die Platten sind meist lang und schmal und liegen der Oberfläche des Eies genähert (vgl. auch SUOMALAINEN l. c.). Die meisten Chromosomen haben einen recht deutlichen, nahezu medianen Kinetochor, der sowohl als deutliche Einschnürung als auch als nicht färbbare Lücke zu sehen ist. Doch kommen auch einige ungleichschenkelige Chromosomen vor.

Strophosomus melanogrammus FÖRST. Auch diese Art vermehrt sich überall in ihrem ausgedehnten Verbreitungsgebiet parthenogenetisch. Doch werden in der Literatur vereinzelt *melanogrammus*-Männchen erwähnt (Näheres bei SUOMALAINEN 1940b, S. 26—27). Auch wenn es zwar möglich ist, daß bei dieser Art in ganz beschränkten Gebieten auch eine bisexuelle Rasse auftritt, ist jedoch die Möglichkeit größer, daß derartige Meldungen auf falscher Bestimmung beruhen.

Diese Art ist auf Åland im südwestlichen Finnland sowie in der Umgebung von Berlin triploid (SUOMALAINEN 1940a, S. 56; 1940b, S. 78 bis 80; 1947, S. 437).

S. melanogrammus ist nach STIERLIN (1898, S. 249) in der Schweiz sehr häufig. Mein zytologisch untersuchtes Schweizer Material umfaßt insgesamt 13 Weibchen, von denen 5 auf der Lägern, 3 in Ortschaften, 2 in Signau und 3 in Langnau erbeutet sind. Die untersuchten Tiere waren alle triploid und untereinander sowie mit den früher untersuchten finnischen und deutschen Exemplaren zytologisch gleich. Von den

6 Eiern, die eine exakte Bestimmung der Chromosomenzahl erlaubten, zeigten 5 in der Metaphaseplatte 34 (Abb. 10) und eines 33 Chromosomen. Platten mit etwas über 30 Chromosomen waren in den Präparaten reichlich vorhanden. Wie bei den früher untersuchten finnischen und deutschen Exemplaren, gewahrt man auch hier ein im Vergleich zu den übrigen deutlich kleineres Chromosom. Die meisten Chromosomen haben einen nahezu medianen, oft recht deutlich sichtbaren Kinetochor.

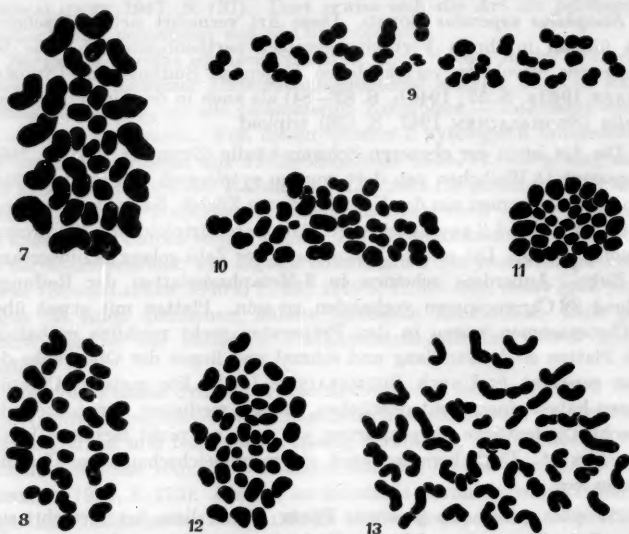


Abb. 7—13. Metaphasen der Reifungsteilung des parthenogenetischen Weibchens. Abb. 7. *Barynotus moerens*. Zürich. 33 Chromosomen. Abb. 8. *Polydrosus mollis*. Läger. 33 Chromosomen. Abb. 9. *Sciaphilus asperatus*. Zürich. 33 Chromosomen. Abb. 10. *Strophosomus melanogrammus*. Orschwaben. 34 Chromosomen. Abb. 11. *Tropiphorus carinatus*. Zürich. 33 Chromosomen. Abb. 12. *Tr. cucullatus*. Zermatt. 44 Chromosomen. Abb. 13. *Otiorrhynchus anthracinus*. Zeneggen. 55 Chromosomen. Alle C + Feulg.

Tropiphorus carinatus MÜLL. Von dieser in der Schweiz ziemlich seltenen Art (STIERLIN 1898, S. 266) wurden 2 Weibchen aus der Umgebung von Zürich untersucht. Sie waren beide triploid mit 33 Chromosomen (Abb. 11). Die exakte Bestimmung der Chromosomenzahl war freilich nur in einer Metaphaseplatte der Reifungsteilung möglich. Außerdem wurden 4 Platten mit 32—33 Chromosomen gefunden. Die Chromosomen sind rundlich und verschieden groß; eine genauere Analyse ist indessen nicht durchführbar.

Außer den oben beschriebenen Curculionidenarten wurde eine triploide parthenogenetische Rasse in der Schweiz bei *Otiorrhynchus*

niger (?), *O. rugifrons*, *O. scaber*, *O. subdentatus* und *Peritelus hirticornis* gefunden (Näheres später).

b) Die tetraploiden Arten und Rassen.

Nur 4 von den untersuchten Arten bzw. Rassen erwiesen sich als tetraploid.

Tropiphorus cucullatus FAUV. Von dieser in der Schweiz seltenen Art (STIERLIN 1898, S. 265) gelang es mir, ein Weibchen in Zermatt in den Walliser Alpen zu finden. Dieses war tetraploid mit 44 Chromosomen (Abb. 12). Es war mir allerdings nur in einer Metaphaseplatte der Reifungsteilung möglich, die genannte Zahl exakt zu konstatieren. Dazu waren in den Präparaten eine Platte mit 43—44 und eine weitere mit etwas über 40 Chromosomen enthalten. Die Chromosomen sind verschieden groß, die Größenunterschiede sind indessen so kontinuierlich, daß eine genauere Analyse der einzelnen Chromosomentypen auch hier nicht möglich ist.

Die Tetraploidie wurde in der Schweiz dazu noch bei 3 anderen Curculionidenarten, nämlich bei *Otiorrhynchus scaber*, *O. subdentatus* und *Peritelus hirticornis* konstatiert (Näheres später).

c) Die pentaploiden Arten.

Nur eine von den untersuchten Arten erwies sich als pentaploid.

Otiorrhynchus anthracinus SCOP. (= *helveticus* BOH.). Die Art kommt nach STIERLIN (1898, S. 225) in der Schweiz nur im Engadin und Wallis vor. Zwei Weibchen aus Zeneggen in den Walliser Alpen wurden untersucht. Sie waren beide pentaploid mit 55 Chromosomen (Abb. 13). Wegen der recht großen Chromosomenzahl gelang es mir nur in einer Metaphaseplatte der Reifungsteilung exakt die genannte Chromosomenzahl festzustellen. Außerdem waren in den Präparaten eine Platte mit 54—55 Chromosomen und 6 Platten mit etwas über 50 Chromosomen vorhanden. Die meisten Chromosomen zeigen einen nahezu medianen Kinetochor. Die Chromosomentypen sind auch hier nicht genauer analysierbar, obgleich die Chromosomen verschieden groß sind.

d) Arten, die in der Schweiz sowohl eine bisexuelle als eine parthenogenetische Rasse aufweisen.

Unter den untersuchten Arten wurden 2 solche festgestellt, die in der Schweiz sowohl eine bisexuelle als eine parthenogenetische Rasse haben.

Otiorrhynchus rugifrons GYLL. Diese Art vermehrt sich wenigstens in bestimmten Teilen Englands nur parthenogenetisch (WILSON 1925).

O. rugifrons ist nach STIERLIN (1898, S. 228) in der Schweiz häufig in den Zentralalpen. Mein Untersuchungsmaterial stammt zum Teil vom

Gipfel des Pilatus am Vierwaldstättersee, zum Teil aus Gurnigel westlich vom Thuner See. Für das erstere Material bin ich den Herren Prof. Dr. J. SEILER und H. MÜLLER, für das letztere wiederum Herrn Sekundarlehrer A. LINDER Dank schuldig.

Vom Pilatus-Kulm wurden 2 Männchen und 2 Weibchen zytologisch untersucht. Bei den Männchen gewahrt man ganz ähnlich wie bei den übrigen früher untersuchten *Otiorrhynchus*-Männchen (z. B. SUOMALAINEN 1947, S. 428—431) in der 1. Metaphase 10 Autosomenbivalente und das XY-Paar (Abb. 14). Die Spermatogenese vollzieht sich in gewöhnlicher Weise. Auch die beiden untersuchten Weibchen haben in der 1. Metaphase 11 Bivalente, die regelmäßig zur Metaphaseplatte angeordnet sind.

Das einzige Weibchen aus Gurnigel ist dagegen parthenogenetisch und triploid. Die Eier zeigen in der Metaphaseplatte der einzigen Reifungsteilung 33 univalente Chromosomen (Abb. 15). Die beiden Eier, die eine exakte Bestimmung der Chromosomenzahl erlaubten, zeigten in der Metaphaseplatte 33 Chromosomen. Dazu waren in den Präparaten noch 2 Platten mit etwas über 30 Chromosomen enthalten. In der Metaphaseplatte kann man 6 Chromosomen unterscheiden, die größer als die anderen sind. Drei von diesen (die größten) sind deutlich metazentrisch.

Otiorrhynchus rugifrons ist somit auf dem Pilatus bisexuell und diploid, in Gurnigel dagegen parthenogenetisch und triploid.

Otiorrhynchus niger F. Diese Art kommt sowohl in einer bisexuellen als auch einer parthenogenetischen Rasse vor (vgl. SUOMALAINEN 1947). Über die Verbreitung der beiden Rassen liegt aber keine Klarheit vor. In Lunz am See in den österreichischen Kalkalpen kommen beide Rassen nebeneinander vor. Die bisexuelle Rasse erwies sich dort als diploid und die parthenogenetische als triploid (SUOMALAINEN l. c.).

Wenngleich die Art durch die ganze Schweiz häufig ist (STIERLIN 1898, S. 212), fand ich sie dort nur in Biberbrücke und Langnau. Je 4 und 3 Weibchen wurden zytologisch untersucht. Leider sind die zahlreichen Präparate nicht so deutlich, daß sie eine völlig einwandfreie Deutung erlauben. Ein Weibchen aus Langnau scheint jedoch in seinen Eiern Bivalente zu haben; ihre Anzahl scheint eine haploide zu sein. Die übrigen untersuchten *O. niger*-Weibchen zeigen dagegen in ihren Eiern in der Metaphaseplatte der Reifungsteilung mehrere univalente Chromosomen. Es war nicht möglich, ihre Anzahl genau zu ermitteln; sie scheint aber eine triploide zu sein. In den meisten Eiern der letzt-erwähnten Weibchen weisen die Chromosomen eine unregelmäßige Gruppierung auf, die die exakte Bestimmung der Chromosomenzahl noch schwieriger macht.

Otiorrhynchus niger scheint demnach in der Schweiz sowohl in einer diploiden bisexuellen als auch in einer triploiden parthenogenetischen Rasse aufzutreten.

e) Arten, die in der Schweiz zwei zytologisch verschiedene parthenogenetische Rassen haben.

Insgesamt 3 von den untersuchten Arten haben in der Schweiz sowohl eine triploide als auch eine tetraploide parthenogenetische Rasse.

Otiorrhynchus scaber L. Diese Art vermehrt sich im größten Teil ihres Verbreitungsgebietes parthenogenetisch; denn obwohl die Art fast durch ganz Nord- und Mitteleuropa häufig vorkommt, kennt man die bisexuelle Rasse nur aus einigen ganz beschränkten Gebieten in den Ostalpen (Umgebung von Graz, Wechselgebiet, Koralpen und Bürgeralm; vgl. JAHN 1941, S. 367). Die Art ist in verschiedenen Gegenden Südfinnlands tetraploid mit 44 Chromosomen (SUOMALAINEN 1940a, S. 58; 1940b, S. 88—91), aber in Lunz am See in den österreichischen Kalkalpen triploid mit 33 Chromosomen (SUOMALAINEN 1944; 1947, S. 433—434).

In der Schweiz war die Art mehrererorts häufig, und insgesamt 70 Exemplare, die sich alle als Weibchen erwiesen, wurden zytologisch untersucht. Ihre Verteilung auf die verschiedenen Polyploidiestufen geht aus Tabelle 1 hervor.

Die untersuchten Exemplare waren also teils triploid, teils tetraploid. In Biberbrücke, Signau und Langnau tritt *O. scaber* sowohl in einer triploiden als auch in einer tetraploiden parthenogenetischen Rasse auf. In Ortschaften wurden nur triploide und in Zürich (auf dem Zürichberg), Gurnigel und Zeneggen nur tetraploide Individuen gefunden. Das einzige aus Berisal stammende Exemplar war triploid.

In der Metaphaseplatte der einzigen Reifungsteilung kann man bei den triploiden Tieren 33 (Abb. 16) und bei den tetraploiden 44 univalente Chromosomen (Abb. 17) konstatieren. Die exakte triploide Chromosomenzahl konnte in 34 Metaphaseplatten und die exakte tetraploide in 27 Platten festgestellt werden. Außerdem wurden 3 Platten mit 32 Chromosomen und 2 Platten mit 43 Chromosomen gefunden. Manche Chromosomen, besonders die größten, zeigen deutlich einen nahezu medianen Kinetochor. Die einzelnen Chromosomentypen sind jedoch nicht genauer analysierbar.

Tabelle 1.

	Triploide	Tetraploide
Zürich	—	15
Biberbrücke . . .	3	1
Ortschwaben . . .	12	—
Signau	6	2
Langnau	6	3
Gurnigel	—	8
Zeneggen	—	13
Berisal	1	—

Bemerkenswert ist, daß im Ovarium des einzigen aus Berisal stammenden *O. scaber*-Weibchens ein Ei gefunden wurde, das in der Metaphaseplatte der Reifungsteilung etwas mehr als 60 Chromosomen hat. Die Platte liegt im Präparat etwas schräg und erlaubt keine exakte Ermittlung der Chromosomenzahl. Indem aber das betreffende Weibchen triploid (mit 33 Chromosomen) ist, dürfte sich folglich die Chromosomenzahl in diesem einen Ei offenbar verdoppelt haben, und es ist

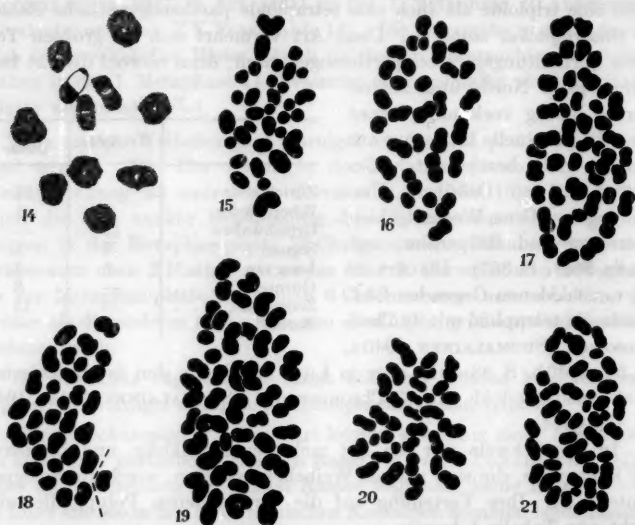


Abb. 14—21. Abb. 14. *Otiorrhynchus rugifrons*. Diakinese beim Männchen. Pilatus-Kulm. 11 Bivalente. KES. Abb. 15—21. Metaphasen der Reifungsteilung des parthenogenetischen Weibchens. Abb. 15. *O. rugifrons*. Gurnigel. 33 Chromosomen. Abb. 16. *O. scaber*. Signau. 33 Chromosomen. Abb. 17. *O. scaber*. Signau. 44 Chromosomen. Abb. 18. *O. subdentatus*. Zeneggen. 33 Chromosomen. Abb. 19. *O. subdentatus*. Zeneggen. 44 Chromosomen. Abb. 20. *Peritelus hirticornis*. Signau. 33 Chromosomen. Abb. 21. *Peritelus hirticornis*. Zeneggen. 44 Chromosomen. C + Feulg.

somit ein hexaploides Ei mit etwas über 60 (66?) Chromosomen entstanden.

Otiorrhynchus subdentatus BACH. (vormals, so auch bei SUOMALAINEN 1947, 1953, *pupillatus* GYLL.). Die Art ist früher aus Lunz am See in den österreichischen Kalkalpen zytologisch untersucht worden (SUOMALAINEN 1947, S. 437). Dort erwies sie sich als parthenogenetisch und tetraploid mit 44 Chromosomen.

Von dieser in der Schweiz stellenweise häufigen Art wurden insgesamt 14 Exemplare, die sich durchgehends als Weibchen erwiesen, zytologisch untersucht. Sie stammen von 3 verschiedenen Orten, näm-

lich aus Gurnigel, Zeneggen und Berisal. Ihre Anzahlen und Polyploidiestufen gehen aus Tabelle 2 hervor.

Die untersuchten Exemplare waren also teils triploid, teils tetraploid. In Zeneggen tritt die Art sowohl triploid als tetraploid auf. Die beiden untersuchten *O. subdentatus*-Exemplare aus Berisal waren triploid und aus Gurnigel wiederum tetraploid.

In der Metaphaseplatte der einzigen Reifungsteilung sind bei den triploiden Tieren 33 (Abb. 18) und bei den tetraploiden 44 univalente Chromosomen (Abb. 19) zu finden. Die exakte Bestimmung dieser Chromosomenzahlen war freilich nur an 7 Platten möglich. Außerdem scheinen sich in einer Metaphaseplatte 43 Chromosomen vorzufinden. Platten, die ungefähr 33 oder 44 Chromosomen zeigen, waren in den Präparaten mehrere enthalten. Manche Chromosomen zeigen einen nahezu medianen Kinetochor. Eine genauere Analyse der Chromosomentypen ist nicht möglich.

Peritelus hirticornis HBST.

Von dieser nach STIERLIN (1898, S. 231) in der Schweiz gemeinen Art wurden insgesamt 14 Exemplare, die sich alle als Weibchen erwiesen, zytologisch untersucht. Sie stammen von mehreren Orten, nämlich aus Ortschaften, Signau, Sumiswald und Zeneggen. Ihre Verteilung auf die verschiedenen Polyploidiestufen geht aus Tabelle 3 hervor.

Auch bei *Peritelus hirticornis* waren die untersuchten Individuen also teils triploid, teils tetraploid. Die Art ist in Ortschaften und Signau triploid, aber in Sumiswald (nur ein einziges Exemplar) und Zeneggen dagegen tetraploid.

In der Metaphaseplatte der einzigen Reifungsteilung sind auch hier 33 Chromosomen (Abb. 20) bei den triploiden und 44 Chromosomen (Abb. 21) bei den tetraploiden Tieren zu sehen. Die exakte Bestimmung dieser Chromosomenzahlen war freilich nur in 4 Platten möglich. Metaphaseplatten, die ungefähr 33 oder 44 Chromosomen haben, waren in den Präparaten viele enthalten. Auch hier haben manche Chromosomen einen nahezu medianen Kinetochor. In der Metaphaseplatte der triploiden Tiere unterscheidet man 3 beinahe kugelige Chromosomen, die kleiner als die anderen sind. Bei den tetraploiden Tieren treten sie

Tabelle 2.

	Triploide	Tetraploide
Gurnigel	—	2
Zeneggen	4	6
Berisal	2	—

Tabelle 3.

	Triploide	Tetraploide
Ortschaften	4	—
Signau	4	—
Sumiswald	—	1
Zeneggen	—	5

erwartungsgemäß in der Vierzahl auf. Obgleich die übrigen Chromosomen von ungleicher Größe sind, sind die einzelnen Chromosomentypen auch hier nicht genauer analysierbar.

V. Die Größenverhältnisse der verschiedenen Curculionidenrassen.

Wie aus dem Obigen hervorgeht, haben 2 von den zytologisch näher untersuchten schweizerischen Curculionidenarten dort sowohl eine diploide bisexuelle als eine triploide parthenogenetische Rasse. Dazu kommen noch 3 Arten, die in der Schweiz 2 zytologisch verschiedene parthenogenetische Rassen haben, nämlich eine triploide und eine tetraploide. Es erhebt sich nun die Frage, ob etwa die Polyploidie auch bei



Abb. 22. *Otiorhynchus rugifrons*. Links: Triploides parthenogenetisches Weibchen aus Gurnigel. Rechts: Weibchen und Männchen der diploiden bisexuellen Rasse vom Gipfel des Pilatus.

den Curculioniden eine Größenzunahme der Tiere mit sich bringt. Lassen sich die zytologisch verschiedenen Rassen vielleicht schon äußerlich nach ihrer Größe voneinander unterscheiden?

Früher ist ein Größenvergleich der zytologisch verschiedenen Rassen nur bei einer Curculionidenart, *Otiorhynchus scaber*, durchgeführt worden (SUOMALAINEN 1947, S. 440). Die triploide Rasse

aus Lunz am See in den österreichischen Kalkalpen ist deutlich etwas kleiner als die tetraploide aus Finnland, doch ist der Unterschied nicht besonders groß. Weil die obenerwähnten *O. scaber*-Populationen aus weit voneinander entfernten Gegenden stammen und sicher schon sehr lange von einander isoliert gelebt haben, kann ihre ungleiche Größe nicht ohne weiteres auf ihre verschiedene Polyploidiestufe zurückgeführt werden. Denn es ließe sich natürlich auch denken, daß es in beiden Populationen während der langen Isolation zu Genunterschieden gekommen ist, die sich heute im Größenunterschied der Tiere äußern. Darum gestaltet sich ein Vergleich der zytologisch verschiedenen Rassen in der Schweiz besonders interessant, leben sie doch dort in gegenseitiger Nachbarschaft, ja bestenfalls sogar an denselben Orten.

Abb. 22 zeigt uns ein triploides parthenogenetisches *Otiorhynchus rugifrons*-Weibchen aus Gurnigel westlich vom Thuner See, sowie ein Weibchen und ein Männchen der diploiden bisexuellen Rasse vom Gipfel des Pilatus am Vierwaldstättersee. Das triploide Weibchen ist deutlich größer als die diploiden Tiere. Der Unterschied ist allerdings nicht sehr beträchtlich; wir können also hier noch nicht von Gigantismus als Folgeerscheinung der Polyploidie sprechen.

In den Abb. 23—25 sehen wir sowohl triploide als tetraploide Individuen dreier verschiedener schweizerischer Curculionidenarten, nämlich *Otiorrhynchus scaber*, *O. subdentatus* und *Peritelus hirticornis*. Aus den Photographien ist deutlich ersichtlich, daß die triploiden Individuen (rechts) bei allen diesen Arten kleiner als die tetraploiden sind.

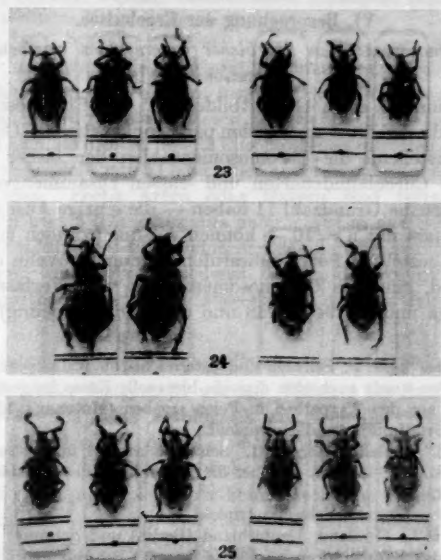


Abb. 23—25. Abb. 23. *O. scaber*. Links: Tetraploide parthenog. Weibchen aus Zürich. Rechts: Triploide parthenog. Weibchen, die 2 ersten links aus Ortschaften, das 3. rechts aus Signau. Abb. 24. *O. subdentatus*. Links: Tetraploide parthenog. Weibchen aus Zeneggen. Rechts: Triploide parthenog. Weibchen aus Zeneggen. Abb. 25. *Peritelus hirticornis*. Links: Tetraploide parthenog. Weibchen aus Zeneggen. Rechts: Triploide parthenog. Weibchen aus Signau. Die Polyploidiestufe aller hier abgebildeten Individuen wurde an zytologischen Präparaten festgelegt.

Auch hier sind die Größenunterschiede nicht groß, aber doch klar erkennbar. Am deutlichsten tritt die Größendifferenz bei *Otiorrhynchus subdentatus* hervor (Abb. 24).

Es sei hier jedoch erwähnt, daß die Größenunterschiede der verschiedenen Curculionidenrassen immerhin so groß sind, daß man schon nach der Größe der lebenden Tiere einigermaßen auf ihre Polyploidiestufe schließen kann. Dies konnte ich bei meinen Materialeinsammlungen in der Schweiz des öfteren feststellen, besonders auffallend dann, wenn an ein und demselben Ort 2 verschiedene Polyploidiestufen einer

Art vorkamen (z. B. *Otiorrhynchus scaber* in Signau und Langnau sowie *O. subdentatus* in Zeneggen). In solchen Fällen war es möglich, die Mehrzahl der Käfer in 2 Größenklassen zu gruppieren, und diese Gruppierung erwies sich bei der später ausgeführten zytologischen Untersuchung in großen Zügen als richtig.

VI. Besprechung der Ergebnisse.

1. Die Chromosomenzahlen der bisher untersuchten parthenogenetischen Curculioniden.

Zur Gewinnung eines Gesamtbildes von den Chromosomenzahlen- und Polyploidieverhältnissen bei den parthenogenetischen Curculioniden werden nachstehend die Chromosomenzahlen der bisher zytologisch untersuchten Curculionidenarten und -rassen zusammengestellt. Weil alle Arten dieselbe Grundzahl 11 haben — die einzige Ausnahme macht *Eusomus ovulum* mit $n = 10$ — können wir uns lediglich mit einer Angabe der festgestellten Polyploidiestufen begnügen. Wenn nicht anders erwähnt wird, sind die Chromosomenzahlen vom Verfasser (SUOMALAINEN 1940a und b, 1947, 1948 und diese Untersuchung) konstatiert worden.

Otiorrhynchus niger F. Schweiz und österreichische Kalkalpen: triploid. An beiden Gegenden wurde auch eine diploide bisexuelle Rasse festgestellt. Letztere hat sich auch aus den Karpathen in Polen ergeben (MIKULSKA 1949).

O. dubius STRÖM. Finnland: triploid.

O. scaber L. Finnland: tetraploid. Schweiz: triploid und tetraploid. Österreichische Kalkalpen: triploid. — Über die Verbreitung der diploiden bisexuellen Rasse s. S. 639.

O. subcostatus STIERL. Schweiz: triploid.

O. singularis L. Finnland, Deutschland (Berlin) und Schweiz: triploid.

O. subdentatus BACH. (vorm. *pupillatus* GYLL.). Schweiz: triploid und tetraploid. Österreichische Kalkalpen: tetraploid.

O. salicis STRÖM. Norwegen, Polen (MIKULSKA 1951), Schweiz und österreichische Kalkalpen: triploid. Im letzteren Gebiet wurde auch eine diploide bisexuelle Rasse festgestellt.

O. sulcatus F. Finnland, Deutschland (Naumburg) (SEILER 1947) und Schweiz: triploid.

O. rugifrons GYLL. Schweiz: triploid. Dasselbst auch eine diploide bisexuelle Rasse festgestellt.

O. gemmatus SCOP. Österreichische Kalkalpen: triploid. Dasselbst auch eine diploide bisexuelle Rasse festgestellt.

O. pauxillus ROSH. Schweiz: triploid.

O. ovatus L. Finnland: triploid.

O. chrysocomus GM. Schweiz: triploid.

O. anthracinus SCOP. Schweiz: pentaploid.

O. ligustici L. Finnland: triploid.

Peritelus hirticornis HBST. Schweiz: triploid und tetraploid.

Trachyploeus bifoveolatus BECK. Finnland: triploid.

Polydrosus mollis STROEM. Finnland nebst Polen (MIKULSKA 1949): diploid. Deutschland (Kaiserstuhl) und Schweiz: triploid.

Eusomus ovulum GERM. Polen: triploid (MIKULSKA 1953).

Sciaphilus asperatus BONSD. Finnland, Deutschland (Berlin) und Schweiz: triploid.

Strophosomus melanogrammus FÖRST. Finnland (Åland), Deutschland (Berlin) und Schweiz: triploid.

Barynotus obscurus F. Finnland: tetraploid.

B. moerens F. Schweiz: triploid. Österreichische Kalkalpen: pentaploid.

Tropiphorus carinatus MÜLL. Schweiz: triploid.

T. cucullatus FAUV. Schweiz: tetraploid.

Ziehen wir nun sämtliche vorläufig untersuchten parthenogenetischen Rüsselkäferarten und -rassen, insgesamt 30, in Betracht, so ergibt sich folgendes: Nur eine von diesen (*Polydrosus mollis* in Finnland und Polen) hat sich als diploid mit 22 Chromosomen erwiesen. 21 Arten oder Rassen sind triploid mit 33 oder einer anderen nahestehenden Zahl von Chromosomen. Sechs Arten oder Rassen sind tetraploid mit 44 Chromosomen und 2 (*Otiorrhynchus anthracinus* in der Schweiz und *Barynotus moerens* in den österreichischen Kalkalpen) pentaploid mit 55 Chromosomen. Von den verschiedenen Graden der Polyploidie überwiegt bei den parthenogenetischen Rüsselkäfern also die Triploidie unbedingt.

2. Die Verbreitung der verschiedenen Rassen ein und derselben Art.

Es ist schon früher festgestellt worden (Näheres bei SUOMALAINEN 1945, 1947, 1948, 1953), daß zytologisch abweichende Curculionidenrassen ein und derselben Art durch eine verschiedene Verbreitung gekennzeichnet sein können. Dies gilt nicht etwa nur von einer diploiden bisexuellen und einer polyploiden parthenogenetischen Rasse einer gegebenen Art, sondern auch von den dem Grad ihrer Polyploidie nach verschiedenen parthenogenetischen Rassen der jeweiligen Art. Weil die Unterschiede in der Verbreitung der verschiedenen Rassen aller Wahrscheinlichkeit nach nicht zufallsbedingt sind, sondern höchstwahrscheinlich wenigstens zum Teil auf der zytologischen Ungleichheit der betreffenden Rassen beruhen, ist es von Interesse zu prüfen, ob mein Schweizer Material neue Aufschlüsse zu bringen vermag.

a) Die Verbreitungsverhältnisse in der Schweiz.

SEILER (1943, 1946) hat sehr eingehend die Verbreitungsverhältnisse der Rassen von *Solenobia triquetrella* in der Schweiz studiert. Dieser Schmetterling hat 3 verschiedene Rassen, nämlich eine diploide bisexuelle, eine diploide parthenogenetische und eine tetraploide parthenogenetische. Diese 3 Rassen haben nun in der Schweiz eine deutlich verschiedene Verbreitung, die in einem unzweideutigen Abhängigkeitsverhältnis zu den einstigen Vereisungsphasen der Alpen zu stehen scheint. Die diploide bisexuelle Rasse kommt nur auf der Nordseite der Alpen vor, in Gebieten, die während der Würm-Eiszeit etwas außerhalb des

Eisrandes lagen. Weiter begegnet man ihr im Schweizer Mittelland in Gegenden, die sich einst als eisfreie Nunataks aus dem Würmgletscher erhoben. Südlich der Alpen ist diese Rasse nicht mit Gewißheit angetroffen worden. Die diploide parthenogenetische Rasse bewohnt zum Teil dieselben Gegenden. Außerdem begegnet man ihr in größerer Entfernung vom einstigen Eisrand sowie im Schweizer Mittelland. Die tetraploide parthenogenetische Rasse wiederum tritt in der ganzen Schweiz sowohl nord- als südwärts der Alpen und namentlich gerade in Gebieten auf, die während der Würm-Vereisung eisbedeckt waren.

Auf Grund der verschiedenen Verbreitung dieser Rassen kommt nun SEILER zu dem Schluß, daß es bei den Solenobien im Laufe der Eiszeit zuerst zu der Entstehung der Parthenogenese und danach zur Bildung der Polyploidie gekommen ist. Die parthenogenetische Rasse entstand aus der bisexualen wahrscheinlich während der maximalen Vergletscherung der Würm-Eiszeit und folgte danach dem sich zurückziehenden Eisrand, während die bisexuelle Rasse in den unvereist gebliebenen Gegenden zurückblieb. Während des Eisrückzuges entstand sodann aus der diploiden parthenogenetischen Rasse die tetraploide, die dem sich immer weiter zurückziehenden Eisrand gefolgt ist und auf diese Weise die zuletzt vom Eis befreiten Gebiete besiedelte.

Es erhebt sich nun die Frage, ob ein ähnliches Abhängigkeitsverhältnis von den einstigen Vereisungsphasen der Alpen etwa auch bei den Rüsselkäfern nachweisbar ist.

Bevor wir eine Antwort auf diese Frage zu geben versuchen, müssen wir untersuchen, ob die Rüsselkäfer zu derartigen Verbreitungsverhältnissen dieselben Voraussetzungen wie die Solenobien besitzen. Es darf als sicher gelten, daß auch bei den Rüsselkäfern die diploiden bisexuellen Rassen die ursprünglichen sind. Die parthenogenetischen Rassen sind aus ihnen entstanden. Die Chromosomenverhältnisse von *Solenobia triquetrella* sind derart, daß der Übergang zu parthenogenetischer Vermehrung bei dieser Art in zytologischer Hinsicht verhältnismäßig leicht ist. Die bei der Befruchtung vor sich gehende Verschmelzung der Kerne der verschiedenen Individuen, die Amphimixis, wird bei der Parthenogenese von *Solenobia triquetrella* durch die Verschmelzung der Kerne desselben Individuums, durch Automixis, ersetzt. Bei den Rüsselkäfern setzt der Übergang von der bisexualen Rasse zu der parthenogenetischen ganz andersartige Veränderungen im Chromosomenmechanismus voraus, nämlich das Ausbleiben sowohl der Konjugation der Chromosomen als der Chromosomenreduktion. Die tetraploide Rasse der *Solenobia* ist, wie SEILER gezeigt hat, aus der diploiden parthenogenetischen wahrscheinlich dadurch entstanden, daß bei den ersten Furchungsteilungen nicht nur eine, sondern zwei aufeinanderfolgende Kernverschmelzungen eingetreten sind. Es ist am wahrscheinlichsten,

daß auch bei den Rüsselkäfern zuerst die diploide parthenogenetische und erst später die polyploide Rasse entstanden ist. Wie die polyploiden Rüsselkäferrassen entstanden sind, muß einstweilen offen gelassen werden. Daraus, daß die triploiden Formen die anderen parthenogenetischen Rassen an Häufigkeit übertreffen (vgl. S. 645), könnte zu schließen sein, daß sich die Entstehung der Polyploidie bei den Rüsselkäfern anders als bei den Solenobien abgespielt hat.

Bei einem Vergleich der Verbreitungsverhältnisse der verschiedenen Rüsselkäfer- und Solenobienrassen ist noch darauf Bezug zu nehmen, daß die Rüsselkäfer wenigstens einigermaßen beweglicher als die ungeflügelten *Solenobia*-Weibchen sind. Einige von den hier näher behandelten Curculionidenarten (jedenfalls *Polydrosus mollis*) sind sogar gute Flieger. Die meisten (z. B. alle *Otiorrhynchus*-Arten) sind jedoch völlig flugunfähig (vgl. z. B. HORION 1949, S. 212).

Die Verbreitungsverhältnisse der verschiedenen Curculionidenrassen in den Ostalpen zeugen dafür, daß auch bei den Rüsselkäfern eine später entstandene polyploide parthenogenetische Rasse sich in ganz neue Gebiete auszubreiten vermocht hat. JAHN (1941) hat die Verbreitung von 8 solchen *Otiorrhynchus*-Arten untersucht, von denen in den Ostalpen sowohl eine bisexuelle als auch eine parthenogenetische Rasse anzutreffen sind (vgl. auch SUOMALAINEN 1945, 1947). Aus ihrer Untersuchung geht hervor, daß die bisexuellen Rassen der betreffenden *Otiorrhynchus*-Arten diejenigen Alpengebiete bewohnen, die während der letzten Vereisung, also während der Würm-Eiszeit, eisfrei gewesen sind („Massifs de refuge“). Eine Ausnahme macht nur *O. salicis*, dessen bisexuelle Rasse heute auch in dem damals eisbedeckten Gebiet auftritt. Die parthenogenetischen Rassen aller dieser 8 Arten kommen wiederum fast ausnahmslos in Gebieten vor, die während der Würm-Eiszeit von Gletschern bedeckt waren. Von den in Rede stehenden 8 *Otiorrhynchus*-Arten sind 3 (*O. scaber*, *O. salicis* und *O. chrysocomus*) zytologisch untersucht worden, und bei allen diesen hat sich die parthenogenetische Rasse als polyploid erwiesen (SUOMALAINEN 1947 und diese Untersuchung). Die Verbreitung der verschiedenen *Otiorrhynchus*-Rassen in den Ostalpen ähnelt also völlig derjenigen der entsprechenden *Solenobia*-Rassen in der Schweiz.

Die Verbreitungsverhältnisse der verschiedenen Curculionidenrassen in der Schweiz sind auf Grund meines bisherigen Materials noch nicht als geklärt zu betrachten. Die beiden Curculionidenarten, von denen ich in der Schweiz sowohl die bisexuelle als die polyploide parthenogenetische Rasse festgestellt habe, sind in meinem Material von so wenigen Orten enthalten, daß daraus nichts geschlossen werden kann. Von *Otiorrhynchus rugifrons* habe ich ja die bisexuelle Rasse nur vom Gipfel des Pilatus und die triploide parthenogenetische Rasse nur aus Gurnigel

westlich vom Thuner See. Von *O. niger* fand ich entsprechenderweise die bisexuelle Rasse nur in Langnau und die triploide parthenogenetische Rasse in Biberbrücke und Langnau. (Die Präparate des *O. niger* sind jedoch nicht so deutlich, daß sie eine völlig einwandfreie Deutung erlauben; vgl. S. 638.)

Außer den beiden obenerwähnten Arten, die in der Schweiz sowohl eine bisexuelle als auch eine parthenogenetische Rasse haben, hat mir ein möglicherweise einander entsprechendes fortpflanzungsbiologisch verschiedenes Artenpaar zur Untersuchung vorgelegen, nämlich *Otiorrhynchus carmagnoles* und *O. singularis*. Diese Arten stehen einander systematisch sehr nahe und sind voneinander nur schwierig trennbar. Oben (S. 630 und 633) war schon davon Rede, daß *O. carmagnoles* wenigstens in der Schweiz bisexuell und diploid, *O. singularis* dagegen parthenogenetisch und triploid ist. Es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß die erstere Art als ein bisexuelles Gegenstück der letzteren — *O. singularis* ist ja parthenogenetisch und triploid — gelten könnte. Bemerkenswert ist, daß abgesehen von einigen kleineren Unterschieden in der Form des Halsschildes, der Flügeldecken u. a. m. (Näheres bei REITTER 1913 und STIERLIN 1898) diese Arten auch solche Verschiedenheiten aufzuzeigen haben, die eine unmittelbare Folge der Polyploidie von *O. singularis* sein könnten. So ist *O. singularis* deutlich größer als *O. carmagnoles* und trägt auf den Flügeldecken etwas größere Schuppen und auf dem Halsschild gröbere Körner als die letzterwähnte Art. Diese beiden Arten haben in der Schweiz eine recht verschiedene Verbreitung. *O. carmagnoles* kommt nur im Tessin in der südöstlichen Schweiz vor, während *O. singularis* überall in der ebeneren Schweiz anzutreffen ist — mein Material stammt aus Berisal, Langnau, Signau und Zürich. Die gegenseitigen Beziehungen der beiden Arten müssen jedoch noch näher geprüft werden.

Für eine Prüfung der Frage, wie es sich denn mit denjenigen Arten verhält, von denen in der Schweiz sowohl eine triploide als eine tetraploide parthenogenetische Rasse existieren, stehen in meinem Material 3 Arten zur Verfügung.

Otiorrhynchus scaber wurde von 8 verschiedenen Orten untersucht, die in der Karte in Abb. 26 angegeben sind. An einem von diesen (Ortschwaben) war die Art triploid, an 3 Orten dagegen (Zürich, Gurnigel und Zeneggen) tetraploid und an 3 weiteren Orten (Biberbrücke, Signau und Langnau) trat sie sowohl in einer triploiden als auch in einer tetraploiden Rasse auf. Das einzige aus Berisal stammende Exemplar war triploid.

Die Verbreitungsverhältnisse der verschiedenen Rassen von *Otiorrhynchus subdentatus* und *Peritelus hirticornis* wurden schon oben (S. 640 bis 641) näher behandelt. Die erstere Art war in Berisal triploid und

in Gurnigel tetraploid. In Zeneggen wurden sowohl eine triploide als eine tetraploide Rasse gefunden. *Peritelus hirticornis* war dagegen in Ortschaften und Signau triploid und in Sumiswald und Zeneggen tetraploid.

Die in Abb. 26 wiedergegebene Karte zeigt die Fundorte der verschiedenen Rassen von *O. scaber* und *P. hirticornis*. Steht die Verbreitung dieser Rassen in einem Abhängigkeitsverhältnis zu den einstigen Vereisungsphasen der Alpen? Eine deutliche Regelmäßigkeit ist nicht

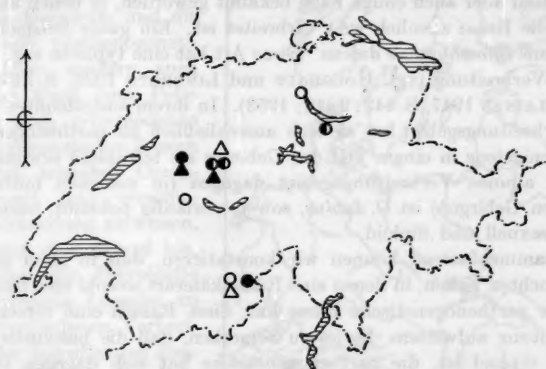


Abb. 26. Fundorte der verschiedenen Rassen von *O. scaber* und *Peritelus hirticornis* in der Schweiz. ● Triploide und ○ tetraploide Rasse von *O. scaber*. ▲ Triploide und △ tetraploide Rasse von *Peritelus hirticornis*. ● Orte, wo sowohl die triploide als auch die tetraploide Rasse von *O. scaber* existieren. (Die Triploidie von *O. scaber* in Berisal und die Tetraploidie von *Peritelus hirticornis* in Sumiswald wurde auf Grund je eines einzigen Individuums festgestellt.)

zu erkennen; dazu ist auch dieses Material zu klein. Andererseits scheint sich die Mehrzahl der Fundorte der triploiden Rassen auf bestimmte Gebiete in der Umgebung von Bern zu konzentrieren, die während der Eiszeit eisfrei waren und in denen eben SEILER das Vorkommen diploider *Solenobia*-Rassen festgestellt hat. Wie aber schon gesagt wurde, warnt vor allem gerade die Spärlichkeit des Materials vorläufig vor sicheren Schlüssen in der Frage.

b) Die Verbreitungsverhältnisse im allgemeinen.

Wenn von ein und derselben Curculionidenart sowohl eine bisexuelle als auch eine parthenogenetische Rasse festgestellt worden ist, tritt erstere meistens auf einem recht beschränkten Areal auf, während die parthenogenetische Rasse sogar ein recht ausgedehntes Verbreitungsgebiet haben kann. Von den in dieser Untersuchung näher behandelten Rüsselkäferarten trifft dies wenigstens für *Otiorrhynchus chrysocomus*,

O. scaber, *O. salicis*, *O. sulcatus* und *Polydrosus mollis* zu. (Von der Verbreitung der verschiedenen Rassen dieser Arten war schon oben in Verbindung mit ihren Chromosomenverhältnissen näher die Rede.) Die Zahl solcher Arten wird sicher noch steigen, wenn man die Fortpflanzungsbiologie, Zytologie und Verbreitungsverhältnisse aller hier näher behandelten Arten genauer kennenlernt. Und zieht man alle parthenogenetischen Rüsselkäfer in Betracht, so wird die Zahl ähnlicher, schon bekannter Fälle auch dadurch viel größer.

Es sind aber auch einige Fälle bekannt geworden, in denen auch die bisexuelle Rasse ziemlich weit verbreitet ist. Ein gutes Beispiel dafür bietet uns *Otiorrhynchus dubius*. Diese Art hat eine typische sog. boreo-alpine Verbreitung (vgl. HOLDHAUS und LINDROTH 1939, S. 215—218; SUOMALAINEN 1947, S. 442; 1948; 1953). In ihrem ausgedehnten borealen Verbreitungsgebiet hat sie sich ausschließlich als parthenogenetisch und wenigstens in einem Teil des Gebietes als tetraploid erwiesen. In seinem alpinen Verbreitungsgebiet dagegen (in manchen mitteleuropäischen Gebirgen) ist *O. dubius*, soweit vorläufig bekannt, ausschließlich bisexuell und diploid.

Zusammenfassend können wir konstatieren, daß in allen genauer untersuchten Fällen, in denen eine Rüsselkäferart sowohl eine bisexuelle als eine parthenogenetische Rasse hat, diese Rassen eine verschiedene Verbreitung aufweisen. Es ist zu bemerken, daß die bisexuelle Rasse immer diploid ist, die parthenogenetische hat sich dagegen in allen hierhergehörenden zytologisch genauer untersuchten Fällen als polyploid erwiesen.

Was die Verbreitungsverhältnisse derjenigen Curculionidenarten betrifft, die in mehreren, dem Grad ihrer Polyploidie nach verschiedenen parthenogenetischen Rassen auftreten, so kennt man bei den meisten Arten den Polyploidiegrad vorläufig nur von so wenigen Orten, daß daraus nichts Sicheres geschlossen werden kann. Nur ein paar Arten sind in dieser Hinsicht etwas besser geklärt worden.

Früher (S. 634—635) war schon davon die Rede, daß *Polydrosus mollis* sowohl in verschiedenen Gegenden der Schweiz als im südwestlichen Deutschland triploid ist; in Südfinnland und Polen ist die Art dagegen diploid, wenngleich sie sich auch dort parthenogenetisch vermehrt. Die beiden erwähnten parthenogenetischen Rassen, die diploide und die triploide, scheinen demgemäß verschiedene Verbreitungsgebiete zu haben (Abb. 27), und zwar, was etwas unerwartet ist, die diploide das nördlichere und die triploide das südlichere.

Auf S. 639 wurden schon die Verbreitungsverhältnisse der beiden parthenogenetischen Rassen von *Otiorrhynchus scaber* in der Schweiz näher behandelt (vgl. Abb. 26). Außerdem ist die Art aus den österreichischen Kalkalpen und aus Finnland zytologisch untersucht worden.

In der ersteren Gegend ist *O. scaber* wenigstens in Lunz am See triploid, in Finnland mehrerenorts tetraploid. Dies deutet darauf hin, daß *O. scaber* in Nordeuropa tetraploid ist, aber in den mitteleuropäischen Gebirgen sowohl in einer triploiden parthenogenetischen als auch in einer tetraploiden parthenogenetischen Rasse auftritt. Ob die beiden Rassen daselbst in ihren Verbreitungsverhältnissen irgendwelche Regelmäßigkeiten aufweisen, kann beim heutigen Stand unseres Wissens nicht entschieden werden.

Da nun nicht nur die diploide bisexuelle und die polyploide parthenogenetische Rasse, sondern auch die dem Grad ihrer Polyploidie nach verschiedenen parthenogenetischen Rassen ein und derselben Curculionidenart eine verschiedene Verbreitung aufweisen, so deutet dies darauf hin, daß eben die Polyploidie die wichtigste Ursache zu der verschiedenen Verbreitung der betreffenden Rassen ist. Wie ich schon früher dargelegt habe (z. B. SUOMALAINEN 1945, S. 191; 1947, S. 444; 1950, S. 233), ist es recht wahrscheinlich, daß eben die Vervielfachung

der Chromosomengarnitur die Reaktionsnorm und das Lebensoptimum der in Frage stehenden Rassen verändert und diesen ermöglicht, in neue, klimatisch oder sonstwie anders beschaffene Gegenden überzusiedeln. In dieser Hinsicht erinnern die Verbreitungsverhältnisse der polyploiden parthenogenetischen Tiere sehr an die mancher polyploiden Pflanzen (vgl. z. B. SUOMALAINEN 1940b, S. 115—116 und VANDEL 1940, S. 95—97).

3. Anteil der polyploiden parthenogenetischen Formen am Artenbestand in verschiedenen Gegenden.

Mir hat vorläufig ein umfassenderes Curculionidenmaterial aus drei getrennten Gebieten, nämlich aus Fennoskandien, den österreichischen Kalkalpen (Lunz am See) und der Schweiz, zur zytologischen Untersuchung vorgelegen. Dieselbe hat sich lediglich auf die Arten der Unter-



Abb. 27. Fundorte der verschiedenen Rassen von *Polydrosus mollis*. ● Diploide parthenogenetische und ○ triploide parthenogenetische Rasse.

familien *Otiorrhynchinae* und *Brachyderinae* beschränkt, weil es gerade in diesen Unterfamilien parthenogenetische Formen gibt. Es könnte nun vielleicht interessant sein, sich ein Bild davon zu verschaffen, ob der relative Anteil der parthenogenetischen polyploiden Formen überall derselbe ist oder ob er vielleicht regionale Unterschiede aufzuweisen hat.

Weil parthenogenetische Formen nicht annähernd aus allen Gattungen der erwähnten Unterfamilien bekannt sind, mag es am angebrachtesten sein, den Vergleich auf irgendeine bestimmte Gattung zu beschränken, die einerseits reich an Arten, zugleich aber auch relativ reich an parthenogenetischen Formen ist. Eine solche ist die Gattung *Otiorrhynchus*, die sich auch darum gut als Vergleichsbasis eignet, weil

der Schwerpunkt meiner Untersuchungen insofern auf sie gerichtet gewesen ist, als in dieser Gattung auch sämtliche gefundenen bisexuellen Arten zytologisch untersucht worden sind.

Tabelle 4.

	Bisexuell	Parthenogenetisch
Fennoskandien	2 (22 %)	7 (78 %)
Österr. Kalkalpen (Lunz am See) . . .	13 (72 %)	5 (28 %)
Schweiz	8 (42 %)	11 (58 %)

Schon hier ist festzustellen, daß alle zytologisch untersuchten parthenogenetischen *Otiorrhynchus*-Rassen und -Arten sich als polyploid erwiesen haben.

Aus Fennoskandien habe ich vorläufig 9 *Otiorrhynchus*-Arten zytologisch untersucht. Von diesen sind nur 2 bisexuell und diploid, nämlich *O. arcticus* (SUOMALAINEN 1940a und b) und *O. atroapterus* (aus Südschweden: SUOMALAINEN, unveröffentlicht), die übrigen 7 sind parthenogenetisch und polyploid.

Das von mir untersuchte *Otiorrhynchus*-Material aus Lunz am See in den österreichischen Kalkalpen (SUOMALAINEN 1947) umfaßt insgesamt 18 verschiedene Rassen oder Arten. Von diesen sind 13 bisexuell und diploid und 5 parthenogenetisch und polyploid.

Das *Otiorrhynchus*-Material, das mir aus der Schweiz vorgelegen hat und das nun im vorliegenden Aufsatz einer näheren Betrachtung unterzogen worden ist, besteht wiederum aus 19 verschiedenen Rassen oder Arten, von denen 8 bisexuell und diploid und 11 parthenogenetisch und polyploid sind.

In Tabelle 4 sind den obigen Zahlen auch die aus ihnen berechneten Prozentwerte beigegeben.

Es ergibt sich, daß der Anteil der parthenogenetischen polyploiden Formen in Fennoskandien bedeutend größer als in den beiden anderen Gebieten ist. Ich möchte hier hervorheben, daß ich von den fennoskandischen *Otiorrhynchus*-Arten zur Zeit 50% (9 von 18) zytologisch untersucht habe, d. h. relativ mehr als aus den beiden anderen hier berücksichtigten Gebieten; es dürfte also ein zusätzliches Material kaum

imstande sein, den hohen prozentischen Anteil der polyploiden Formen im Norden wesentlich zu verändern. Es ist weiter zu bemerken, daß ein Teil der bisher nicht untersuchten Arten nicht der fennoskandinavischen Fauna im eigentlichen Sinne angehört, sondern hier nur zufällig angetroffen worden ist. Der hohe Anteil der parthenogenetischen polyploiden Arten ist ganz gewiß nicht allein zufallsbedingt, sondern muß damit in Verbindung gesetzt werden, daß die Polyploidie die Reaktionsnorm und das Lebensoptimum der betreffenden Rassen verändert hat (vgl. S. 651), und zwar oft gerade so, daß das Ergebnis ein erhöhtes Widerstandsvermögen gegen ungünstigere Klimabedingungen gewesen ist. Ist doch vielfach auch bei den Pflanzen eine Zunahme des relativen Anteiles polyploider Formen nordwärts festgestellt worden (z. B. FLOVİK 1938, 1940; LÖVE und LÖVE 1943, 1949). Welches die Einwirkung der angeführten Umstände auf die Ausbreitungsgeschichte der betreffenden Curculionidenarten im einzelnen gewesen ist, bleibt hier unerörtert.

Beim Vergleich der Prozentsätze zeigt sich, daß der Anteil der parthenogenetischen, polyploiden Formen im österreichischen Material bedeutend kleiner als im schweizerischen ist. Ob dies dem wirklichen Verhältnis entspricht oder lediglich von dem relativ geringen Umfang des untersuchten Artenmaterials herrührt, ist wohl schwierig zu entscheiden. Was Lunz am See betrifft, so kann der Grund zum geringen Anteil der parthenogenetischen polyploiden Formen natürlich darin zu suchen sein, daß der Ort gerade in demjenigen Teil der Ostalpen gelegen ist, der während der Würm-Eiszeit unvereist war und in welchem bisexuelle Curculionidenrassen in besonders reichlicher Zahl vorkommen (vgl. S. 647).

Diese Untersuchung wurde ausgeführt mit Unterstützung des sog. Akademieforschungsgeldes des Finnischen Staates.

Herrn Prof. Dr. J. SEILER gebührt mein ganz besonderer Dank für all die große und mannigfache Hilfe, die ich von ihm sowohl bei meinen Arbeiten im Zoologischen Laboratorium der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich als auch bei meinen Materialeinsammlungen in verschiedenen Teilen der Schweiz empfangen durfte. Ebenso bitte ich den Herren Sekundarlehrer A. LINDER (Ortschwaben bei Bern) und Dr. W. ALLENSPACH (Zürich) herzlich zu danken für gütigen Beistand bei der Materialbeschaffung, ersterem außerdem für Bestimmungen des Materials oder Überprüfung meiner Bestimmungen. Mag. phil. Frau ULLA GRIPENBERG hat mir mit gewandter Hand bei der Anfertigung der zytologischen Präparate geholfen; ihr sage ich gleichfalls meinen besten Dank.

Zusammenfassung.

In der vorliegenden Untersuchung werden die Chromosomenverhältnisse von 6 bisexuellen *Otiorrhynchus*-Arten und 16 parthenogenetischen Curculioniden aus den Unterfamilien *Otiorrhynchinae* und *Brachyderinae* näher behandelt. Das Untersuchungsmaterial stammt aus verschiedenen Orten in der Schweiz.

Alle untersuchten bisexuellen *Otiorrhynchus*-Arten haben dieselbe Chromosomenzahl ($2n = 22$). Sie sind also durchgehend diploid mit der

Grundzahl 11. Das Geschlechtschromosomenpaar besteht beim Männchen aus einem X- und einem kleinen Y-Chromosom.

Alle untersuchten parthenogenetischen Curculionidenarten sind polyploid. Triploid sind 11 Arten: *Otiorrhynchus chrysocomus*, *O. pauxillus*, *O. salicis*, *O. singularis*, *O. subcostatus*, *O. sulcatus*, *Barynotus moerens* (pentaploid in den österreichischen Kalkalpen), *Polydrosus mollis* (diploid in Finnland und Polen), *Sciaphilus asperatus*, *Strophosomus melanogrammus* und *Tropiphorus carinatus*.

Tropiphorus cucullatus ist tetraploid und *Otiorrhynchus anthracinus* pentaploid.

Zwei von den untersuchten Arten, *Otiorrhynchus rugifrons* und *O. niger*, weisen in der Schweiz sowohl eine diploide bisexuelle als auch eine triploide parthenogenetische Rasse auf.

Drei Arten, *Otiorrhynchus scaber*, *O. subdentatus* und *Peritelus hirticornis*, haben in der Schweiz sowohl eine triploide als auch eine tetraploide parthenogenetische Rasse.

Im Ovarium eines triploiden parthenogenetischen *Otiorrhynchus scaber*-Weibchens wurde ein hexaploides Ei mit etwas mehr als 60 Chromosomen gefunden. Der hexaploide Chromosomensatz in diesem Ei ist offenbar durch Verdoppelung der triploiden Chromosomengarnitur entstanden.

Ein Größenvergleich der zytologisch verschiedenen Rassen bei vier Curculionidenarten zeigt, daß die Polyploidie auch bei den Curculioniden eine Größenzunahme der Tiere mit sich bringt.

Ziehen wir sämtliche vorläufig zytologisch untersuchten parthenogenetischen Rüsselkäferarten und -rassen, insgesamt 30, in Betracht, so ergibt es sich, daß nur eine von diesen (*Polydrosus mollis* in Finnland und Polen) diploid ist. 21 sind triploid, 6 tetraploid und 2 (*Otiorrhynchus anthracinus* in der Schweiz und *Barynotus moerens* in den österreichischen Kalkalpen) pentaploid. Die große Mehrzahl der parthenogenetischen Curculioniden ist also triploid. Die vorläufig zytologisch untersuchten parthenogenetischen Curculioniden und ihre Polyploidiegrade sind auf S. 644—645 verzeichnet.

In allen genauer untersuchten Fällen, in denen eine Curculionidenart entweder sowohl eine bisexuelle als auch eine parthenogenetische Rasse oder mehrere, dem Grad ihrer Polyploidie nach verschiedene parthenogenetische Rassen hat, weisen diese Rassen eine verschiedene Verbreitung auf. Die wichtigste Ursache zu der verschiedenen Verbreitung der betreffenden Rassen ist offenbar die Polyploidie, und zwar wahrscheinlich dadurch, daß sie anscheinend zu einer Veränderung der Reaktionsnorm und des Lebensoptimums der in Frage stehenden Rassen geführt hat.

Der relative Anteil der polyploiden parthenogenetischen Formen in der Gattung *Otiorrhynchus* ist in Fennoskandien bedeutend größer als in der Schweiz und in den österreichischen Kalkalpen.

Literatur.

- FEYTAUD, M. J.: Sur la reproduction parthénogénétique de l'otiorhynque sillonné (*Otiorrhynchus sulcatus* FABR.). C. r. Acad. Sci. Paris 165, 767—769 (1917).
 FLOVIE, K.: Cytological studies of arctic grasses. Hereditas (Lund) 24, 265—376 (1938). — Chromosome numbers and polyploidy within the flora of Spitzbergen. Hereditas (Lund) 26, 430—440 (1940). — HOLDEHAUS, K., u. C. H. LINDROTH: Die europäischen Koelepteren mit borealalpiner Verbreitung. Ann. naturhist. Mus. Wien 50, 123—293 (1939). — HORION, A.: Käferkunde für Naturfreunde. Frankfurt a. M. 1949. — JAHN, ELSE: Über Parthenogenese bei forstschädlichen *Otiorrhynchus*-Arten in den während der Eiszeit vergletscherten Gebieten der Ostalpen. Z. angew. Entomol. 28, 366—372 (1941). — LÖVE, A., and DORIS LÖVE: The significance of differences in the distribution of diploids and polyploids. Hereditas (Lund) 29, 145—163 (1943). — The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. Portugal. Acta Biol., Ser. A R. B. Goldschmidt-Bd. 273—352 (1949). — MIKULSKA, I.: Cytological studies upon genus *Otiorrhynchus* (Curculionidae, Coleoptera) in Poland. Experientia (Basel) 5, 473 (1949). — The chromosome number in *Otiorrhynchus salicis* STRÖM (Curculionidae, Coleoptera) in Poland. Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. B II 1951, 269—276. — The chromosomes of the parthenogenetic and thelytokian weevil *Eusomus ovulum* GERM. (Curculionidae, Coleoptera). Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. B II 1953, 293—307. — PENECKE, K. A.: Neue Rüsselkäfer. Wien. Entomol. Ztg 39, 172—183 (1922). — REITTER, E.: Curculionidae. Die gezähnten Arten der Gattung *Otiorrhynchus* GERM.: *Dorymerus* und *Tournieria*. Bestimmungs-Tab. der europ. Coleopt. 70, 1—123 (1913).
 SEILER, J.: Über den Ursprung der Parthenogenese und Polyploidie bei Schmetterlingen. Arch. Klaus-Stiftg 18, 691—699 (1943). — Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von „*Solenobia triquetrella* (Psychidae)“ in der Schweiz. Rev. suisse Zool. 53, 529—533 (1946). — Die Zytologie eines parthenogenetischen Rüsselkäfers, *Otiorrhynchus sulcatus* F. Chromosoma 3, 88—109 (1947). — STIERLIN, G.: Die Käferfauna der Schweiz. II. Schaffhausen 1898. — SUOMALAINEN, E.: Polyploidy in parthenogenetic Curculionidae. Hereditas (Lund) 26, 51—64 (1940a). Beiträge zur Zytologie der parthenogenetischen Insekten. I. Coleoptera. Ann. Acad. Sci. fenn., Ser. A 54, 1—144 (1940b). — Triploidie und Tetraploidie bei einer Rüsselkäferart. Naturwiss. 32, 85 (1944). — Zu den Chromosomenverhältnissen und dem Artbildungsproblem bei parthenogenetischen Tieren. Sitzgsber. Finn. Akad. Wiss. 1945, 181—201. — Parthenogenese und Polyploidie bei Rüsselkäfern (Curculionidae). Hereditas (Lund) 33, 425—456 (1947). — Parthenogenesis and polyploidy in the weevils, Curculionidae. Ann. entomol. fenn. 14, Suppl., 206—212 (1948). — Parthenogenesis in animals. Adv. Genet. 3, 193—253 (1950). — Die Polyploidie bei den parthenogenetischen Rüsselkäfern. Verh. dtach. zool. Ges. 1952. Zool. Anz. Suppl. 17, 280—289 (1953). — THIEM, H.: Der gefurchte Dickmaulrüßler (*Otiorrhynchus sulcatus* F.) als Gewächshaus- und Freilandschädling. Gartenbauwiss. 6, 519—540 (1932). — VANDEL, A.: La parthénogenèse géographique. IV. Polyploidie et distribution géographique. Bull. biol. France et Belg. 74, 94—100 (1940). — WILSON, G. F.: The mining habit of *Otiorrhynchus rugifrons* larva. Entomol. Monthly Mag. 61, 273—276 (1925). — WINKLER, A.: Catalogus Coleopterorum regionis palaearticae. Wien 1924—1932.

Prof. Dr. E. SUOMALAINEN, Genetisches Institut der Universität, Helsinki I,
 P. Rautatiekatu 13, Finnland.

From the Department of Zoology, Columbia University, New York City.

A CYTOLOGICAL AND CYTOPHOTOMETRIC STUDY
OF ALTERNATIVE PATHWAYS OF MEIOSIS IN THE
HOUSE CENTIPEDE (SCUTIGERA FORCEPS, RAFINESQUE)*.

By

HUDSON R. ANSLEY.

With 40 figures in the text.

(Eingegangen am 15. Juni 1954.)

Table of contents.

	page
Introduction	656
Historical Review	657
Materials and Methods	659
Cytological Observations	663
a) The dual spermatogenesis. Topography of the testis	663
b) Cell generations in macro- and microtestis	665
c) The chromosome number	667
d) Chromosome behavior in the macrotestis. A normal meiosis	667
e) Chromosome behavior in the microtestis. An asynaptic meiosis	673
f) Size differences in chromosomes	676
g) Viability of the sperm	677
Cytochemical Observations	677
a) Measurements of DNA (Feulgen)	677
b) Measurements of "Histone" (Alkaline Fast Green).	681
c) Measurements of "Total" and "Non-Histone" Proteins (Millon)	684
Discussion	688
Summary	694
References Cited	694

Introduction.

Spermatogenesis in the house centipede, *Scutigera forceps* RAFINESQUE, has a dual nature. Two different kinds of spermatozoa develop from two corresponding kinds of spermatocytes, all within the same testis. This condition was discovered by BOUIN, but whereas BOUIN thought that the chromosomes behave in much the same way in the two kinds of spermatocytes, my own study has revealed that they do not. The spermatocytes of *Scutigera* follow two entirely different paths in meiosis. This condition would seem to expose two different and alternative processes of meiosis to almost unlimited "comparative analysis".

In this paper preliminary steps are taken in this direction. Inferences from the morphological study are supplemented with information at the chemical level.

* The research during 1953—1954 was conducted under a National Science Foundation Fellowship.

It is not definitely known that chromosomes ever change their chemical constitution. If, however, such a change occurs during chromosome pairing, the condition in *Scutigera* might be expected to reveal it. Data are presented here in evidence that the two meiotic pathways of *Scutigera* involve large differences in the time of synthesis of some important nuclear components, and indications are given of differences in relative amount at critical stages. Tentative efforts are made to interpret the progress thus far attained.

Professor FRANZ SCHRADER originally suggested *Scutigera* to me as a good subject of study for reasons both cytological and cytophotometric. Throughout the course of the study he has provided me with the kindest guidance and also his support and sponsorship. I am also deeply indebted to Professor ARTHUR W. POLISTER and to Dr. SALLY HUGHES-SCHRADER. I wish to express my gratitude to all in the Columbia Zoology Laboratory who have been friendly and helpful.

Historical Review.

MEDES (1904) was first to report on the spermatogenesis of *Scutigera*. Her report makes no mention of its dual nature and contains observations which have not been confirmed, as for example the formation of karyosomes in telophase II, the absence of countable cysts of cell-descendants from spermatogonia, and an apparent misconception on her part that the cells of the microtestis represent spermatogonia. She had, of course, no definite opinion on the vexed subject of sex chromosomes.

BOUIN and ANCEL (1911) were next to study *Scutigera*'s spermatogenesis. Their discoveries were of a startling nature, to wit a duality of the spermatogenesis, wherein *Scutigera* has both a "macrotestis" and a "microtestis", producing gigantic and minute sperms respectively. Also of historical interest is the fact that they took the largest pair of chromosomes to be sex chromosomes, though visibly identical in shape and size, while assigning the ultimate role of sex determination to the two kinds of sperm. In this they suggested that the large sperm may produce females, the small males. There was no particular evidence for this. The motivation seems to have derived from their belief that the sex-chromosome hypothesis cannot be fundamental to the problem of sex determination. The spermatogenesis of *Scutigera* was to them a case in point in that its "sex chromosome", being distributed equally to all spermatids, had to play an indirect role, yet possibly an important one. No concrete proposal for what the real role might be was made, however. The weakness of their position was the lack of convincing evidence that the large pair represents sex chromosomes.

Years later BOUIN (1934) returned to *Scutigera* in order to elaborate his original idea. In effect this was to state that *Scutigera* possesses an XY condition, but that disjunction must occur in a special division of the early germ line. The cell receiving the large X proceeds to give rise to the macrotestis (and sperms of giant size) while that receiving the small Y gives rise to the microtestis and minute sperms.

Several objections can be made to this suggestion. BOUIN himself pointed out that the microsperms are more numerous than the macrosperms, while the ratio of males to females is one to one. Another objection is that the somatic chromosomes of *Scutigera* males ought, in this case, to show one large "X" and a small "Y", while by contrast female tissue should show two large "X's". BOUIN did not look at somatic chromosomes of either sex. When I did this, I found no differences. One may further object that it is not just the "X" that is larger, as BOUIN

maintained; for all the chromosomes of the spermatocytes of the macrotestis are proportionally larger than those of the microspermatocytes. This would entail, on his hypothesis, the possession by the male of an entire haploid set of large chromosomes, thus derogating any special role for the largest pair. This is not to mention other problems since the facts are contrary in any case. Probably the most serious objection is that BOUIN again did not show convincingly that the largest chromosome pair represents the heterochromosomes. For instance, he confused them with the nucleolus. Since his main argument for calling them the sex chromosomes involves this confusion (1934, p. 601), it would seem better to consider that this form has no discernible sex chromosome, and that the chromosome condition is not $34A + 2X = 2n$ and $17A + 1X = n$, as BOUIN reported, but simply $36 = 2n$ and $18 = n$.

Scutigera, perhaps because of this confusion in BOUIN's papers, has become classified in the literature as having an XO condition. This is cited as recently as 1952 by OGAWA, and is so listed by MAKINO (1950). This is as far from the facts of the case and from BOUIN's description as one could easily get.

Noting the logical discrepancies and inadequate evidence of BOUIN's work on *Scutigera*, SCHRADER suggested already in 1928 that "a reexamination of the so-called heterochromosome is urgently called for" in this form. After completion of the present work, the papers of OGAWA (1952, 1953) were received in which this behest of SCHRADER was carried out in the course of a systematic survey of the chromosomes of the whole Class *Chilopoda* and Class *Diplopoda*. Without mention of a dual spermatogenesis, OGAWA describes the chromosomes of what appear to be the macrospermatocytes in two Japanese species of the family *Scutigeridae*. In these he called the largest pair of chromosomes the sex chromosomes, but for reasons fundamentally different from those of BOUIN. OGAWA shows the two largest chromosomes of *Thereuonema hilgendorfi* to differ in size in the male, whereas they are alike in the female. He identifies them as the X and Y, the latter being the smaller of the pair. But in *Thereuopoda clunifera* the supposed XY pair are identical in shape and size and cannot be told apart. This does suggest an evolution of a sex chromosome in the *Scutigeridae* and perhaps the whole Class *Chilopoda*, which may prove to be a most valuable discovery. OGAWA's finding tends to invalidate the hypothesis of BOUIN that sex is determined by the different sized sperm, because there then would be four kinds of sperm — two large (X, Y) sperm and two small (X, Y).

In *Thereuonema hilgendorfi* the Y is reported to be smaller than the X, but OGAWA gives no exact data on the size relationships nor does he mention the number of cells examined. The drawings do indeed show a noticeable size difference, but no greater than sometimes occurs in *Scutigera forceps*. In both males and females of the latter any chromosome pair, including the largest, may differ by as much as a third in length in as many as half the plates. Therefore the conclusion seems unavoidable that we are dealing here with variations in condensation or coiling. The important question of whether the X and Y are heteropycnotic or otherwise different in behavior from the autosomes is not discussed by OGAWA except for the remark that they occupy special positions in the metaphase plates. But his drawings do not support this latter claim.

Another systematic survey of the centipedes, coincident with the present work, was begun in France by TUZET and MANIER (1951, 1953). These authors have not touched as yet upon the spermatogenesis of *Scutigera*, having confined themselves to the mature spermatozoa and the genital ducts in relation to those of other chilopods. In this as in other respects the *Chilopoda* make up an extraordinarily diverse group with much of interest to the evolutionist.

Because the *Scutigeridae* are taxonomically remote from all other chilopods and form a rather homogeneous group they are considered by themselves here. References to the cytology of other chilopod families may be found in the papers reviewed.

Materials and Methods.

Scutigera forceps RAFINESQUE is the sole representative of its genus and family in eastern North America. According to CHAMBERLIN (1920) it is "probably not specifically distinct from *Scutigera coleoptrata* LINNÉ of Europe," the form studied by BOUIN. Generally speaking, the cytological conditions seem to be the same.

S. forceps was collected in Bucks County, Pennsylvania, where it is well established in stone houses both in the towns and on the farms¹. Ninety-six specimens were taken in the course of three years from six houses without seeming to reduce their local abundance. Females were not always taken until the last year. There seems to be no limited breeding season. Specimens taken in almost every month of the year were equally good for study, although at any season the gonads were apt to be overripe.

In captivity the animals feed readily and were maintained in good condition in jars for as long as eight months. For instance, ecdyses were regularly achieved without trouble, and the animals stayed fat. Clean tissue paper, fresh water, sugar and flies were provided. However no young were produced.

The testes lie dorsally under the largest (4th) scute or tergite, and were dissected from the living animal and fixed quickly, usually within 15 seconds after the first incision. The animals were immersed in Carlson's Ringer solution during the dissection, or in the fixative to be used, and for certain purposes in a hypotonic solution (HSU and POMERAT, 1953). After fixation the testes were cleaned of surrounding tissue and washed, and sometimes separated into four parts — two macrotestes and two microtestes — to permit sectioning separately at thicknesses appropriate to the size of the two kinds of cells. The position of the ovary is analogous to that of the testis, and the method of dissection and fixation the same.

For cytological work the fixatives used were Sanfelice's, Flemming's (strong), neutral osmic acid and a modification of MATTHEY's (1949) fluid for squashes. The first gave the best fixation and was most used. The stains used were the Schiff reagent after Feulgen hydrolysis, Heidenhain's iron haematoxylin and La Cour's Gentian Violet. Most of the material was sectioned in paraffin at thicknesses ranging from 8 to 25 μ . The male material lent itself well to squashes. Living suspensions of the sperm were studied with Janus Green B under the light microscope. Sperm smears from both the male and the female seminal receptacles were stained with the periodic acid Schiff reagent and methyl green to show the acrosomes and condition and kind of sperm.

In all, twenty-four of the males were examined for the cytological studies. Half of these were full grown; the rest medium to small. The youngest stage studied was of males less than a centimeter long but having the full complement of legs. Ovaries and stomachs of nine females were used for the cytological examination.

¹ I wish to thank the IRELANDS of Bucks County, who not only afforded me their houses as collecting grounds, but did everything in their power to facilitate my field trips. I wish also to thank the CHAPINS, the FINCHES, the CHAPMANS and S. RAUCH, who allowed me to search their houses for centipedes.

For the chemical studies the material was prepared for measurement of the transmission of monochromatic light through cells stained specifically for deoxyribose nucleic acid (DNA), total protein, "non-histone" protein and "histone"¹. For measurements of DNA the material was fixed in Carnoy's fluid (3 parts absolute alcohol to one part glacial acetic acid), which enlarged the nuclei and made the chromatin look glassy and homogeneous. Slides of the material were hydrolyzed in 1 N hydrochloric acid for 10 minutes at 60° C and stained with the Feulgen-Schiff reagent for one and a half hours. Control slides were run without hydrolysis. Four animals were used for the DNA measurements, and sections of microtestis from a fifth were carried on each slide as a control.

For the measurements of total protein, slides were prepared from the Carnoy fixed material because proteins are extracted less by this fixative than by almost any other. The material was stained by means of POLLISTER's modification of the Millon reaction (1947, 1950). GOMORI (1952) asserts that "of several modifications published (for the Millon reaction), POLLISTER's appears to be the most reliable." POLLISTER's "non-histone" method was also used. Essentially, this is the application of the Millon reaction to tissue which has been extracted with dilute sulfuric acid after DNA is removed by hot trichloroacetic acid (TCA); histones are soluble in dilute sulfuric acid under these conditions.

The Millon reaction stains cytoplasm as well as nucleus. When one wishes, as here, to measure only the nucleus, some way must be found to avoid the cytoplasm. This is done by cutting sections so thin that a large number of nuclei will have both top and bottom removed by the microtome. Cytoplasmic interference is eliminated when only slices of nuclei are measured. A value for the relative amount of protein per nucleus is calculated by multiplying the concentration of the stained material of the exposed slice of the nucleus by the cube of the nuclear diameter.

The use of thin sections limits the usefulness of the Millon reaction; for cytophotometry requires fairly intense colors for the best results. Since the color developed by the Millon reaction is pale to start with, extinctions become extremely low after protein is partially extracted from sections that have been cut especially thin. (For actual extinctions given by this method see Table 5). Some investigators have tried to get around this difficulty by measuring with ultraviolet light. The absorption peak of Millon preparations at 360 $m\mu$ is twice that at 490 $m\mu$. But as RASCH and SWIFT point out (1953) this advantage is lost as soon as the control tissue is considered. For at 360 $m\mu$ the control tissue (properly run) also absorbs light, in fact half as much as the experimental tissue. The final result is the same as if visible light were used.

Another disadvantage of Millon preparations is the difficulty of recognizing the precise developmental stage of the cell to be measured. Microtestis can be told from macrotestis, but no effort was made to distinguish between leptotene, zygotene or pachytene, since chromosomes are not visible. The cytological criteria depend on the gross anatomy of the cell, its size and shape; unfortunately the correlations of these criteria with the prophase stages of spermatogenesis could be established only approximately.

Two animals were used for the total protein and non-histone protein measurements. Slides from each were used in both reactions so that tissue from the same animal could be compared. The control slides developed no visible color. The "non-histone" method is known to remove other proteins of low molecular weight besides histone, but the important consideration for the purpose of this study is that the bulk of what is removed is almost certainly histone.

¹ The term histone is used in a qualified sense in this paper. Basic proteins of the nucleus are what is meant.

For the measurement of "histone", material was prepared according to ALBERT's Fast Green method (1953). Testes were fixed in 10% neutral formalin because this fixation is prerequisite to the test. Slides of this material were extracted with hot TCA to remove the DNA and stained in Fast Green of pH 8.0. The procedure outlined by ALBERT and GESCHWIND was followed. Three animals were used for the Fast Green measurements.

ALBERT's method is new and relatively untried. It is for this reason that the Millon reaction was also employed. By subtracting the results of the *m*-histone Millon measurements from the total protein Millon measurements, one has information based mainly on the presence or absence of tyrosine. The Fast Green information is based on the dibasic amino acids, mainly arginine. The determination of the amount of histone present is approached by two entirely different paths when these two reactions are employed, and agreement between them may be regarded as a good sign that for the main part it is histone that is being measured.

Like the Feulgen reaction, alkaline Fast Green stains only chromosomal material, which cannot here be nucleic acid since that is removed beforehand. ALBERT's work with models strongly supports the idea that histone is specifically involved. From a chemical point of view it is a rational method in that it is reasonable to expect that only the most basic proteins (such as one with much arginine) could take an acid stain in an alkaline solution. The fact that formalin fixation is necessary for the reaction is not well understood, although indications are that it acts to render the histone more insoluble than is done by other fixatives. The constancy in the results obtained by this method suggest that a very specific protein reaction is involved.

The apparatus on which the measurements were made was designed by A. W. POLLISTER (1952) and assembled by me. Briefly, it consists of lamp, microscope phototube and galvanometer. Power was supplied to the lamp by a voltage stabilizer. The visible bright lines of a high pressure mercury vapor arc (G. E. AH4) were isolated by filters in order to get monochromatic light at wavelengths near the absorption peaks of the different stains. The 546 $m\mu$ green line was isolated by a Wratten No. 74 filter for measurement of the Feulgen-stained material. The faint 492 and 496 $m\mu$ blue-green lines were isolated without much loss of intensity by liquid filters of ORNSTEIN (POLLISTER and ORNSTEIN, 1954) for the Millon measurements. The 623 $m\mu$ red line was isolated by a Wratten No. 72B filter for the Fast Green measurements. The purity of the isolation by these filters of the various lines used was tested with a monochromator.

The light, filtered and stopped down at the lamp, was directed through the microscope by a first-surface substage mirror. A Leitz achromatic aplanatic substage condenser of N.A. 1.40 was used under oil. A Zeiss apochromatic 2.0 mm. oil immersion objective of N.A. 1.30 was used with 5 \times and 10 \times Leitz periplane eyepieces on a Leitz tube with sidearm. The use of the Zeiss objective in a Leitz system introduced very little error; it was selected because it had less aberration glare than our achromatic Leitz 100 \times oil immersion objective. The optical system was perfectly aligned, employing the tests of POLLISTER and ORNSTEIN (1954).

Diameters of the nuclei were measured from the sidearm with a filarmicro-meter, each diameter being taken independently at least three times, besides being frequently checked at the phototube level by means of an ocular scale inserted for that purpose at the level of the phototube diaphragm.

The tissue to be measured was studied in advance on a research microscope. A reconstruction of each cyst was made, and all uncut, nearly spherical nuclei were mapped and numbered for measurement. This precaution assures the taking of a sample which for statistical purposes contains an absolute minimum of bias. It

eliminates the error resulting from the measurement of cut and overlapping nuclei, and establishes a permanent record of the source material from which the data were gathered. It permitted a test of the reproducibility of the method. One group of 20 mapped nuclei were measured after a month's interval; the mean did not vary. The measurement of nuclear diameters was found to be less reproducible than the galvanometer readings.

Each nucleus to be measured was centered with respect to the phototube and a central plug delimited by means of the phototube diaphragm. A plug-size was chosen suitable for nuclei of a whole cyst (with a diameter less than the smallest diameter of the group). The diaphragm in question was of my own design, and consisted of a disc perforated near the edge with a graded series of round holes of known diameter. This was used in place of the iris diaphragm since the measurement of the plug diameter is almost as critical as that of the nuclear diameter (it being squared in the calculations). Openings of an iris diaphragm are difficult to measure accurately, and are not as reproducible nor as round as fixed holes.

Galvanometer readings through the nucleus and through a clear background give the Transmittance. The logarithm of the reciprocal of the Transmittance, called the Extinction, gives the Concentration by the Beer-Lambert Law, $E = kcd$, where E is the extinction, d is the optical path, k is a constant and c is the concentration. Relative amounts may conveniently be calculated by means of the formulas derived by SWIFT (1950)¹. These formulas are based on the assumption of several conditions which are only approximated. It is for instance assumed that the nuclei are spherical. Those measured in this study had frequently an axis ratio of 4 to 5. The maximum asphericity ever allowed in the sampling was a ratio of 1 to 2, and this only in those rare cases where spherical nuclei could not be found, amounting to less than 4% of the more than 750 measurements made. The average of the long and short axes was used as the diameter in the calculations. To determine the magnitude of the error caused by asphericity a sample of ten nearly spherical nuclei was compared with ten of the same cyst having an axis ratio of nearly 1 to 2. The mean amount was lowered by less than 6%.

Irregularity in the distribution of the colored material within the nuclei is a source of error resulting in a lower extinction than would occur if the distribution were ideally homogeneous. The formalin fixation required for the Fast Green preparations gave the most irregular distribution of nuclear material. Visible absorption spectra were run on three types of formalin-fixed nuclei where the distribution of chromatin looked the most dissimilar. From these it was concluded that the absolute distribution error did not exceed 30%, and that the relative error did not exceed 10%. However, for the Carnoy-fixed material the distributional error was less.

Errors due to fixation are obviated to a large extent by the advantages of the material and by the fact that photometric errors due to distribution, asphericity of nuclei, or glare all tend one way one way — to lower the results. Thus these errors are paralleled in all the cells; consequently only absolute values are affected. The relative relationships remain essentially the same. In addition it so happens that the more homogenous nuclei are exactly the ones which show the greatest degree of asphericity, so that the values calculated for them were also low. This tends to balance out the relative errors also.

¹ $A = EC^2/F$ and $F = 1 - \frac{(r^3 - C^3)^{2/3}}{r^3}$ where F = the fraction of the volume of a sphere contained in a plug through its center; r = radius of sphere (the nucleus); C = radius of plug; A = relative amount of light-absorbing material in the sphere.

The apparatus itself was tested for inherent reproducibility by a number of test procedures. A model test slide was prepared according to a suggestion of OHNSTEIN. Olive oil saturated with Sudan IV is filtered and centrifuged. Polyvinyl alcohol is mixed with glycerin in a proportion to match the refractive index of olive oil. A preparation is made by stirring a drop of the oil in a drop of the plastic on a slide, covering with a coverslip and chilling. Subsequent warming and rechilling is occasionally needed to restore the droplets to spherical shape after they have been submitted to the pressure of the oil immersion lens. The standard error of measure-

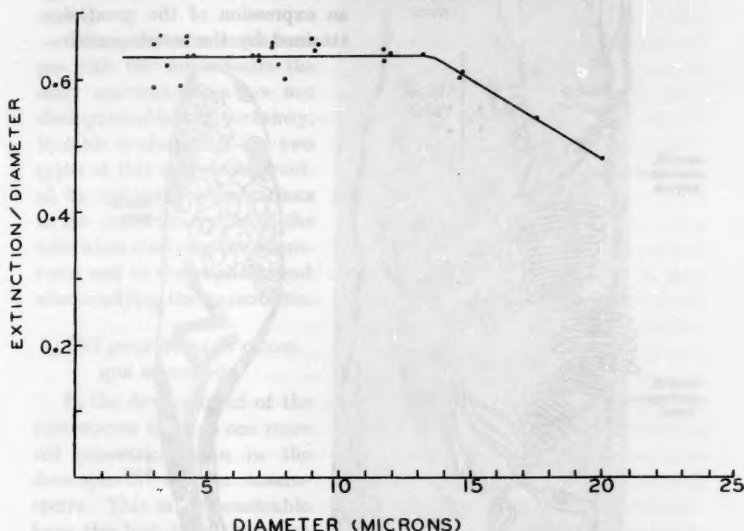


Fig. 1. Measurements of colored oil droplets show the inherent operational standard error of the cytophotometer to be less than 2%. The accuracy of measurement falls off rapidly on droplets of 15 μ diameter and above because these are flattened by the coverslip. It may be observed that the error is least (s.e. 0.7%) between 5 and 14 μ .

ments of the concentration (known to be the same in all since all are saturated) of 27 droplets ranging in size from 3 to 20 micra was less than 2%. Thus the microspectrophotometer has an accuracy which compares favorably with the Beckman spectrophotometer although the optical path of the objects measured is thousands of times less (Fig. 1).

Cytological Observations.

a) *The dual spermatogenesis. Topography of the testis.*

The testes of *Scutigera* consist of a pair of tubes (the microtestis), each of which ends cephalad in a swelling about 2 mm long (the macrotestis) (Fig. 2). In the microtestis relatively small sperms about 200 μ long are formed. In the macrotestis, giant sperms about 1.4 cm. or 14000 μ long are formed. The giant sperms are seven times longer than the macrotestis

itself, almost as long as the animal. Bundles of them are seen as glistening strings during dissection. Sperm length in the two types differs by 70 times, while the volumes of primary spermatocytes in the micro- and macrotestis differ by a factor of about 140. The diameter of a micro-spermatocyte is about 12μ as against 60μ for a full grown primary macrospermatocyte. The swollen shape of the macrotestis is merely an expression of the great size attained by the macrospermato-



Fig. 2.

Fig. 2. The entire male gonad is shown with ducts. The dual testis is terminal.
Fig. 3. A diagram of the terminal region of the dual testis shows the bulbous nature of the macrotestis and the hollow tube-like nature of the microtestis.



Fig. 3.

cytes developing at the distal end of the gonad. Everything in the macrotestis is crowded. Cysts of macrospermatogonia are squashed against the outer sheath. Young primary macrospermatocytes, which are rich in cytoplasm and have a spherical nucleus, form cysts which push inwards towards the center of the macrotestis. It is a process of expansion and crowding. Room is made at the center by the transformation into finished sperms, which slide into the lumen of the microtestis.

The tube-like microtestis is delimited by a tough outer lamina propria and a more delicate membrane lining the inner canal. Between walls

lie the microspERMatogonia, microspERMatocytes and microspERMatozoa in elongate cysts. Bundles of microspERMS pass through the inner membrane to descend the gonoducts together with the macrospERMS. In neither macro- nor microtestis is any spatial seriation of stages evident (Figs. 3 and 4).

Where the microtestis merges with the macrotestis the early spERMatogonia are not distinguishable with certainty. Possible confusion of the two types at this stage was avoided by restricting observations to the posterior region of the tube when studying the microtestis and to the cephalic end when studying the macrotestis.

b) Cell generations in macro- and microtestis.

In the development of the microspERM there is one more cell generation than in the development of the macrospERM. This is demonstrable from the fact that there are twice as many microspERMATIDS as macrospERMATIDS in a cyst. This holds also for the secondary spERMATOCYTES, and primary spERMATOCYTES. The extra cycle of division occurs in the microspERMATOGONIA. The following counts were made. A cross section of an isolated bundle of macrospERM was counted and found to contain close to 128. Two cysts

of macrospERMATIDS were reconstructed, and the count was 125 and 127 respectively. Six cysts of secondary macrospERMATOCYTES in meta-phase were found to contain exactly 64 each. Three cysts of primary

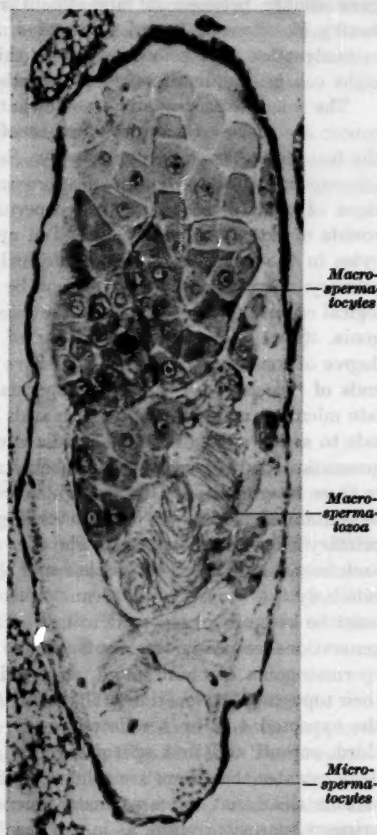


Fig. 4. A photomicrograph of the dual testis (iron haematoxylin preparation). The large cells and spermatozoa of the macrotestis fill most of the field. The lower left and bottom walls are lined by cysts of the comparatively tiny microspERMATOCYTES (arrows).

macrospmatocytes in metaphase were found to contain exactly 32 each. Ten reconstructions of primary macrospmatocyte prophases gave counts between 30 and 33. Three macrospmatogonial cysts having 16, three of 8, and a few of 4, 2 and 1 cells were selected for reconstruction and counting. From this it is evident that there are eight cell generations in the macrotestis.

The microtestis presents a somewhat different condition. Here the counts are easier to make on account of the small size of the cells and the fact that they stain more deeply. Seven reconstructions of cysts of microspmatids gave counts of approximately 256. Twelve reconstructions of cysts of secondary microspmatocyte late metaphases gave counts of exactly or nearly 128. Ten cysts of primary microspmatocytes in the metaphase stage contained 64 plates each. Prophases of primary microspmatocytes cannot be distinguished on purely cytological criteria from prophases of the late generations of microspmatogonia. Since, however, the number of nuclei per cyst shows a high degree of constancy, and since a positive identification of stages at both ends of the series — early microspmatogonia on the one hand, and late microspmatocytes and spermatids on the other — is certain, it is safe to assign cysts of the intermediate categories to their respective cell generations on the basis of the number of nuclei per cyst. Thus of 22 cysts in these intermediate categories which were analyzed, the 6 cysts found to contain 64 nuclei each must accordingly be regarded as prophases of primary microspmatocytes. The 5 cysts found to contain 32 nuclei each must be regarded as prophases of the last spermatogonial division. Similarly the 8 cysts with 16 nuclei each and the 3 cysts with 8 each must be assigned to the next to last and second to last spermatogonial generations respectively. Cysts of the earlier generations of microspmatogonia are best found, as noted in the preceding section, by their topographical location in the testis, and prove on analysis to contain the expected 4, 2 or 1 cells per cyst. These obviously represent the third, second and first spermatogonial generations respectively. This demonstrates that there are nine cell generations in the microtestis. It is thus clear that twice as many microspperms are formed from each primary spermatogonium as in the case of the macrospperms.

The spermatogonia of the microtestis differ in appearance from those of the macrotestis. Macrospmatogonia all have an extremely small amount of cytoplasm; their nuclei stain palely with Feulgen and alkaline Fast Green; they are closely packed and of aspherical, distorted shape. Microspmatogonia, on the other hand, do not have the same appearance in each generation. The primary spermatogonium of the microtestis resembles that of the macrotestis, but is larger. It has a palely staining nucleus of 15μ diameter, and proportionally large chromo-

somes. The secondary microspERMATOGONIAL nucleus is also palely staining, and has a diameter of 12μ . The tertiary microspERMATOGONIAL nucleus stains palely and has a diameter of about 10μ . All the succeeding generations of microspERMATOGONIA take a darker stain and have diameters of about 8μ ; and as noted above cannot be distinguished at prophase from primary microspERMATOCYTES by inspection alone.

c) *The chromosome number.*

The diploid number of chromosomes in *S. forceps* is 36. No departure from this number was found in any of the tissues studied, which include



Figs. 5 and 6. Somatic metaphase plates from the female showing 36 chromosomes.

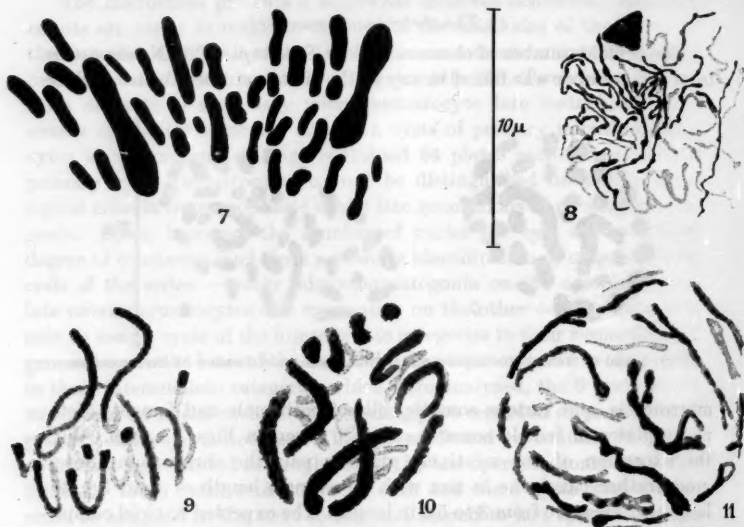
macrotestis, and various somatic cells of both male and female. Metaphase plates of female somatic cells are given in Figs. 5 and 6. With the exception of one relatively gigantic pair the chromosomes intergrade rather closely as to size with an average length of 1 to 3μ the large pair measure from 3 to 5μ in length. The expected haploid complement of 18 chromosomes is found in all spermatids.

d) *Chromosome behavior in the macrotestis. A normal meiosis.*

The macrospERMATOCYTES go through a standard meiotic prophase except for an exaggerated period of growth (Figs. 8—14). The prophase is preceded by an interphase. This is followed by leptotene, zygotene, pachytene, diplotene and confused growth stages, and diakinesis. Pairing of homologues is normal and complete. The diakinetik chromosomes materialize on the nuclear membrane in conformations indicative of a single chiasma for each bivalent, whether large or small (Fig. 14a). The developmental sequences of one pair of chromosomes (the largest) in the diakinesis is presented in Figs. 14b—f. The final shape usually assumed by the bivalents is the classical "open cross", composed of four chromatids each showing a right-angle bend. There seems to be very little departure from this scheme on the part of the bivalents. In one favorable side view of a first maturation division in the macrotestis

(Fig. 15) all but one of the 18 bivalents are seen from the side. Only three differ in the slightest degree from the common pattern, despite their differences in size, and these may be reconcilable with it.

It would be hard to say which of the two maturation divisions is reductional and which equational for non-crossover regions since kinetochores are not discernible, nor does any bivalent show a constant asym-



Figs. 7—11. Fig. 7. Side view of late metaphase plate of macrospematogonium showing 36 chromosomes. Chromosomes at different focal levels that are projected one on top of the other by the camera lucida have been shifted slightly so as to avoid congestion. —

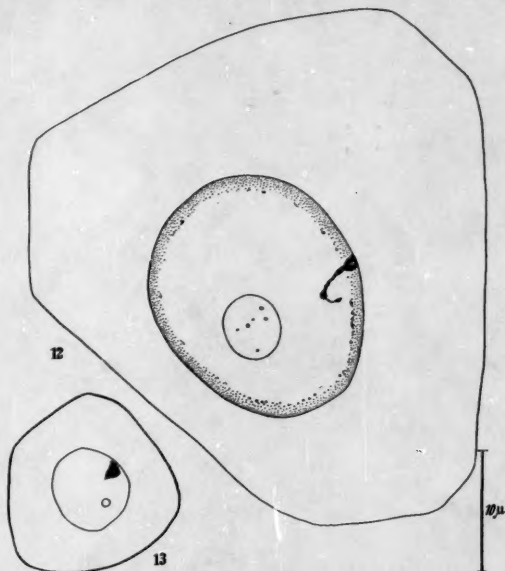
Fig. 8. Leptotene of primary macrospematocyte. — Fig. 9. Early pachytene. —

Fig. 10. Late pachytene. — Fig. 11. Diplotene.

metry such as would permit a convincing identification of the primary split (as between chromosomes) and the secondary split (as between chromatids). All spermatids receive similar sets of chromosomes both as to number and type.

It has, therefore, not been possible to identify any of the chromosomes as a sex chromosome in this form. None of the features diagnostic of sex chromosomes has been observed. For example, none of the chromosomes has ever been convincingly associated with heteropycnotic behavior, although the largest bivalent has come under suspicion of it a number of times. But this is only because, due to its great mass, it is apt to appear darker than any of the others. A chromatin net-knot,

or karyosome, though transient and variable, is apparent in leptotene (Fig. 8) but does not persist into zygotene. Another reappears in the confused stage (Fig. 12) but disappears before diakinesis. Thus it cannot be associated with a particular chromosome. Neither is there precession or succession of any chromosome or chromosome pair on the spindles. Nor does the large pair of chromosomes take a special position in the



Figs. 12 and 13. Fig. 12. Mid growth period of a primary macrospermatocyte shows the chromatin distributed thinly around the nuclear membrane and forming a net-knot, or karyosome, also applied to the nuclear membrane. The gigantic nucleolus has no associated chromatin. Full growth is not reached until diakinesis; this cell is only slightly more than half grown. — Fig. 13. A microspermatocyte is shown for comparison of relative size at this stage. The representation is diagrammatic. Inside the nucleus are a nucleolus and a chromatin netknot characteristic of the stage. Not shown are the chromosomes, which in this stage are present in a very despiralized form.

metaphase plates; sometimes it is peripheral, sometimes central. There is no regularly occurring size-difference between homologues. Not infrequently one of the largest chromosomes appears a full third longer than the other and just as thick, but this is by no means a constant feature. Equally great differences have been observed between the next largest pair of homologues, and even between some of the smaller ones. Furthermore, when metaphases in the somatic cells of the females were analyzed, it was found that out of 15 plates, seven showed similar

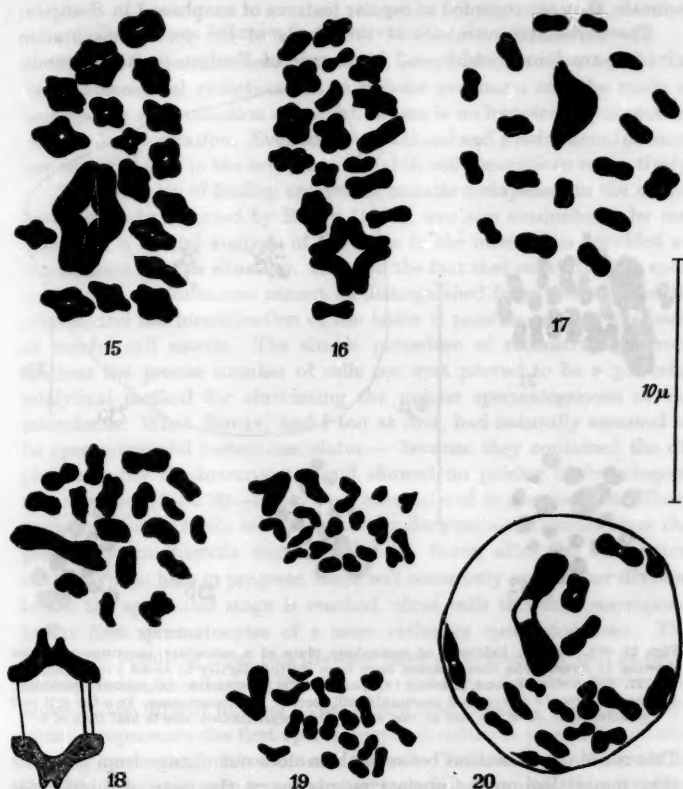
size differences between the large chromosomes. Such inequalities as are present between homologues are not, therefore, sexual, and may be attributed to plasticity of structure or asynchronous coiling.



Fig. 14a—f. a The nucleus of a primary macrospermatocyte in early diakinesis shows 18 bivalents shortly after they first become visible on the nuclear membrane. This nucleus is at full growth; it has a volume almost twice that of the cell shown in Fig. 12. b—f The largest bivalent is shown from early to late diakinesis in typical configurations.

The anaphase of the first maturation division is remarkable for the apparent stiffness of the chromatids as they pull apart. They do not droop and swing together as the arms of many chromosomes appear to do, but retain the right-angle bend quite rigidly until they are several microns apart (Fig. 18). OGAWA made particular note of this in closely

related Japanese species, citing it as strong evidence that the kinetochore in these forms is diffuse. It is also possible, however, that the kinetochore is localized in a nearly terminal position. But the question can be

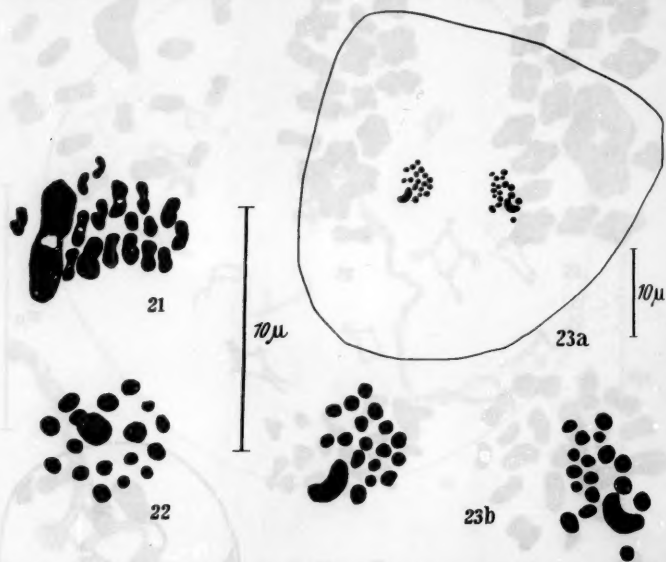


Figs. 15—20. Figs. 15 and 16. Side views of metaphase plates of primary macrospermatocytes showing 18 bivalents. The chromosomes have been shifted slightly to avoid overlapping. — Fig. 17. A polar view of a primary macrospermatocyte metaphase plate. — Fig. 18. A polar view of early anaphase of primary macrospermatocyte. The largest bivalent is drawn below in a reconstructed side view showing the distance of separation and the stiffness of the chromatids. Feulgen positive threads connect them. — Fig. 19. Side view of a later anaphase of the same, showing 18 dyads going to each pole. Overlapping chromosomes have been shifted slightly. — Fig. 20. Prometaphase nucleus of secondary macrospermatocyte shows chromosomes leaving the nuclear membrane.

answered finally only by breaking one of the chromosomes with radiation. A curious observation respecting the anaphase movement of these

remarkably "stiff" chromatids is illustrated in Fig. 18. Several of the chromatids are connected with Feulgen positive strands. Since these have been observed in several polar views of this stage in two different animals, they are regarded as regular features of anaphase I in *Scutigera*.

The chromatid members of the dyads of the second maturation division are joined end-to-end by a pair of Feulgen-positive strands.



Figs. 21—23. Fig. 21. Sideview of metaphase plate of a secondary macrospermatocyte showing 18 dyads. The chromosomes have been shifted slightly to avoid overlapping. — Fig. 22. Polar view of same, showing 18 dyads. — Fig. 23a and b. Anaphase of secondary macrospermatocyte shows each spermatid will receive 18 chromosomes. In a the cell wall is included to show the size at this stage. In a reproduction size is half that of b.

This mode of connection between them does not change from the time they materialize on the nuclear membrane at the close of interkinesis (Fig. 20) until they become oriented in the long axis of the spindle (Fig. 21). Between these two stages the chromatids take various positions with respect to each other as though the coupling between them was tenuous.

It has thus far proven impossible to determine with which chromosome, if any, the nucleolus is associated. In male somatic nuclei the longest chromosome pair appears to have that relationship, but in the microspermatocytes the association appears to be with two of the small chromosomes so that a single nucleolus was sometimes flanked

by such a chromosome on either side. In the macrospermatocytes the nucleolus is free from chromosomal attachments in the stages where analysis is possible.

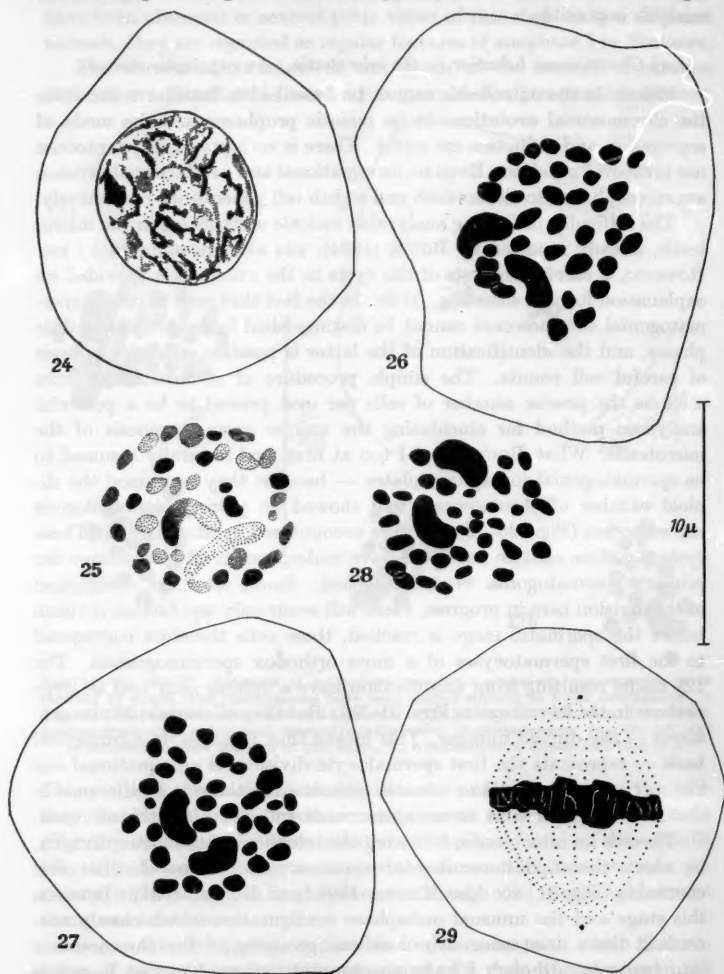
e) Chromosome behavior in the microtestis. An asynaptic meiosis.

Meiosis in the microtestis cannot be described in familiar terms since the chromosomal evolutions in its meiotic prophase and the mode of segregation and reduction are novel. There is no leptotene, synaptotene nor bivalent formation. Even so, an equational and a reductional division are accomplished in the seventh and eighth cell generations respectively.

The difficulty of finding analyzable meiotic metaphases in the microtestis, already reported by BOUIN (1934), was also encountered by me. However, a careful analysis of the cysts in the microtestis provided an explanation for this situation. It lies in the fact that cells with late spermatogonial chromosomes cannot be distinguished from those in meiotic phases, and the identification of the latter is possible only on the basis of careful cell counts. The simple procedure of reconstructing from sections the precise number of cells per cyst proved to be a powerful analytical method for elucidating the unique spermatogenesis of the microtestis. What BOUIN, and I too at first, had naturally assumed to be spermatogonial metaphase plates — because they contained the diploid number of chromosomes and showed no pairing of homologous chromosomes (Figs. 26—28) — were encountered in groups of 64. These cysts therefore contain cells that have undergone six divisions since the primary spermatogonia were established. Since, after the completion of the division here in progress, there will occur only one further division before the spermatid stage is reached, these cells therefore correspond to the first spermatocytes of a more orthodox spermatogenesis. The 128 nuclei resulting from this division have a volume only half as large as those in the 64 cell cysts (Figs. 31—33). But they all contain 36 chromosomes — the diploid number. This means that what — on a numerical basis — represents the first spermatocyte division, is an equational one like any spermatogonial or somatic mitosis. Yet there is a difference in that the daughter cells never again reach full size after this division.

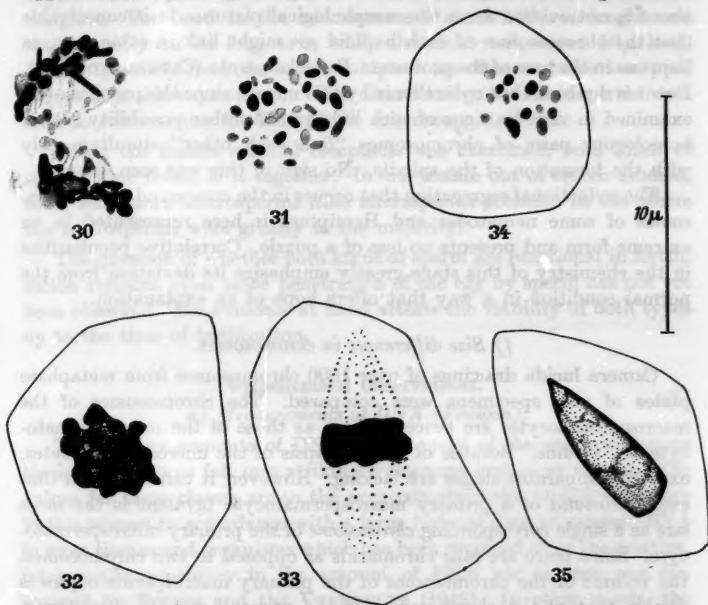
There is an interkinesis, following the telophase of the latter division, in which the diploid number of chromosomes remains distinct and countable (Fig. 31; see also MEDES, 1904, and BOUIN, 1934). Between this stage and the unusual metaphase configuration which closely succeeds it there must occur a reductional grouping of the chromosomes into two sets, although I have no observational evidence on how this grouping is brought about. When the spindle for the second meiotic division first becomes discernible, the chromosomes are already aggregated in a flattened plate which gives no visible sign of particulate

structure, except for occasional holes or gaps. After this there occurs a thickening of the plate without any decrease in diameter, as though



Figs. 24—29. Fig. 24. Interphase of primary microspERMATOCYTE. — Fig. 25. Prometaphase of same showing diploid number of 36 chromosomes. — Figs. 26—28. Polar views of primary microspERMATOCYTES showing diploid number of 36 chromosomes and complete lack of pairing. — Fig. 29. Side view of same. All of these stages are indistinguishable morphologically from similar stages of late microspERMATOGONIA.

dyads had become oriented in the long axis of the spindle. By this time the degree of clumping is greatly relieved (Figs. 32, 33). This stage has somewhat the appearance of an early anaphase. In spite of the fact that the chromosomes still lie close together and often appear fused to a variable degree, the haploid number may often be counted, or closely approached, in each plate; and in even the most obscure plates the



Figs. 30—35. Fig. 30. Anaphase of primary microspematocyte. — Fig. 31. Interkinesis of secondary microspematocyte showing 36 chromosomes, the diploid number. These are scattered throughout the nucleus at various levels. — Fig. 32. Polar view of secondary microspematocyte metaphase. The haploid number of 18 chromosomes can be counted. At this division segregation of chromosomes occurs. — Fig. 33. Side view of same. — Fig. 34. Early microspematid stage shows 18 discrete and countable chromosomes. Each spermatid receives an equal set of chromosomes both as to number and type. — Fig. 35. Elongation of spermatid nucleus in an early stage of spermiogenesis.

diploid number is never encountered, nor closely approached. In the ensuing anaphase the two plates pass to opposite poles. In late telophasic, or early spermatid, nuclei the chromosomes again separate from each other and become clearly countable. The number of chromosomes in each spermatid nucleus is invariably and indubitably 18 — the haploid number (Fig. 34). This final division in the spermatogenesis is therefore reductional in character. The young microspematid nuclei

have one fourth the volume of the primary microspmatocytes and number 256 to the cyst.

These observations suffice to prove that a pairing of homologues involving the usual synaptic maneuvers does not occur in the microtestis, BOVIN (1934) to the contrary. How a reductional segregation of the chromosomes resulting in an exact halving of their number is brought about is not evident from the morphological picture. It is conceivable that the chromosomes of each haploid set might link in some way, as happens in the case of the protozoan *Barbulanympha* (CLEVELAND, 1953). But it is doubted that reduction is by this means, since the prophase was examined in vain for signs of such linkages. Another possibility is that homologous pairs of chromosomes "find each other" simultaneously with the formation of the spindle. No sign of this was seen either.

The reductional segregation that occurs in the compound sex chromosomes of some nematodes and Hemiptera is here represented in an extreme form and presents no less of a puzzle. Correlative peculiarities in the chemistry of this stage greatly emphasize its deviation from the normal condition in a way that offers hope of an explanation.

f) *Size differences in chromosomes.*

Camera lucida drawings of over 1000 chromosomes from metaphase plates of nine specimens were compared. The chromosomes of the macrospermatocytes are twice as large as those of the microspmatocytes by volume. Because of the asynapsis of the microspmatocytes, exactly comparable stages are lacking. However, it can be shown that each *chromatid* of a primary macrospermatocyte bivalent is the same size as a single corresponding *chromosome* of the primary microspmatocyte. Since there are four chromatids as opposed to two chromosomes, the volume of the chromosomes of the primary macrospermatocytes is double that of the chromosomes of the primary microspmatocytes. The average diameters of the metaphase plates as a whole are in the ratio of 10 to 7. In the secondary microspmatocyte metaphases, individual chromosomes cannot be measured accurately, although they are obviously small as compared to the secondary macrospermatocyte chromosomes. The diameters of these metaphase plates are in the ratio of 7 to 4. In the spermatogonia of macro- and microtestis, the metaphase chromosomes do not differ significantly in volume, although they do differ in shape and structure. While microspmatogonial chromosomes of the *early* divisions approach those of the macrotestis in form (an elongated dumbell shape as in Fig. 7, p. 668), the chromosomes of the late divisions of microspmatogonia are indistinguishable from those of primary microspmatocytes. These are short and rodlike in shape (Figs. 26—28).

g) Viability of the sperm.

Insofar as observational evidence goes, both kinds of sperm appear equally likely to prove functional. Both are motile in live suspensions. Both have cork-screw heads containing the chromatin. The corkscrew head of the macrosperms is about 500μ long. Movement is a slow undulation. Sideways displacement of several micra was observed at the midpiece. The head in the microsperms is about 150μ in length and turns rapidly on its long axis, while the short tail, about 50μ long, flexes vigorously from the active midpiece (as often as twice a second) over a 20μ sideways sweep. When thus flexing, the microsperms were seen to swim across the field of the microscope, tail-first.

When the female seminal receptacle was examined, both kinds of sperms were found in it together. In one female out of eleven studied, there were more macrosperms than microsperms present. In the others the microsperms were greatly in the majority.

The question of whether both kinds of sperm are functional in fertilization remains open since penetration of the egg by sperm has not yet been observed. The evidence at hand attests the viability of both types up to the time of fertilization.

Cytochemical Observations.

a) Measurements of DNA (Feulgen).

The relative amounts of DNA in the nuclei of the spermatogenous tissue of *Scutigera* fall into strikingly clear-cut groups or classes. The values for these classes are in the approximate ratios of 1:2:4 and are in this respect in accordance with a large body of data on nuclear DNA in most tissues and organisms which has been reported since the relative, intraspecific constancy in the amount of DNA per nucleus was discovered by BOIVIN and the VENDRELYS (1948). In other words, the relative amount of DNA from cell to cell seems to be directly correlated with the valence and ploidy of the chromosomes of the cells.

In the microtestis four types of cells were measured, as follows: microspmatogonia, primary microspmatocytes, secondary microspmatocytes and microspmatids. In the macrotestis six types of cells were measured as follows: macrospmatogonia, interphases of the primary macrospmatocytes, leptotene or zygotene, pachytene and macrospmatids. In addition, somatic nuclei of the diploid connective tissue around the testis were measured. Nuclei of the secondary macrospmatocytes were not measured because their lack of color (no doubt due to their immense size) presented technical difficulties. The data are summarized in Table 1, and the frequency distributions of individual measurements are presented in Fig. 36. From Table 1 it may be seen

Table 1. *Relative amounts of DNA. Feulgen photometric analysis.*

Mean relative amounts in arbitrary units are given with standard error. Beneath each amount is written the number of nuclei in the sample (N) and the average diameter of the nuclei (\bar{d}).

Stage	Macrotestis	Microtestis	Soma
Interphase			0.66 ± 0.02 N=14 $\bar{d} = 5.5 \mu$
Spermatogonia	0.84 ± 0.06 N=15 $\bar{d} = 7.7 \mu$	1.39 ± 0.04 N=32 $\bar{d} = 6.4 \mu$	
Primary Spermatocytes (Interphase) .	0.69 ± 0.03 N=8 $\bar{d} = 8.0 \mu$	1.42 ± 0.03 N=34 $\bar{d} = 6.4 \mu$	
Leptotene or Zygotene	0.88 ± 0.04 N=20 $\bar{d} = 6.2 \mu$		
Pachytene	1.43 ± 0.04 N=22 $\bar{d} = 7.4 \mu$		
Secondary Spermatocytes		0.66 ± 0.01 N=20 $\bar{d} = 4.9 \mu$	
Spermatids	0.29 ± 0.02 N=18 $\bar{d} = 7.0 \mu$	0.33 ± 0.01 N=28 $\bar{d} = 3.7 \mu$	

that these several types of cells fall into three classes of relative amounts of DNA: 0.33, 0.66 and 1.40 (i.e. 1:2:4).

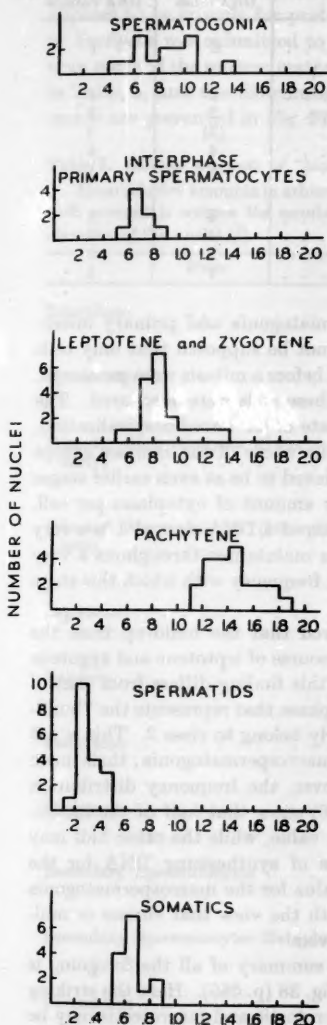
For purposes of discussion it is helpful to establish the relationship of the relative amount of DNA to the cell in the following two ways: (1) the DNA "class" of the nucleus and (2) the DNA "valence" of the chromosomes. The latter is the DNA class divided by the number of haploid sets of chromosomes possessed by the cells. These relationships are given in Table 2.

The normal state of somatic cells is a DNA-class of 2 per nucleus and a DNA valence of 1 per chromosome. The normal state for cells in meiosis is a build-up to a tetrad condition of DNA followed by a reduction to a monad condition in the two maturation divisions. The cells of the microtestis do not follow this scheme; they are precocious. That is, they enter meiosis already with a DNA class of 4 per nucleus. The implications of these relationships are elaborated in the later discussion. It must be pointed out here that the precocity of the microtestis cells with respect to DNA represents a stable condition throughout

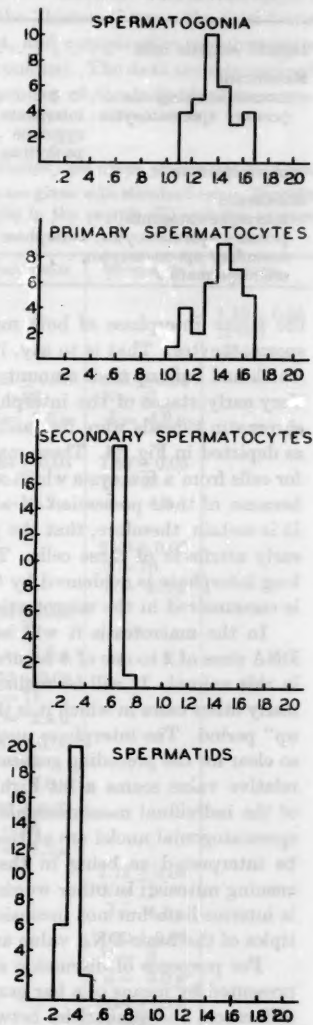
Fig. 36. The frequency distribution of the measurements of DNA (FEULGEN) are presented by means of histograms. In all histograms the ordinate represents the number of nuclei measured; the abscissa represents the relative amount of DNA. Each histogram represents a different type of cell, as indicated in the label.

DNA

MACRO-TESTIS and SOMATIC NUCLEI



MICRO-TESTIS NUCLEI



RELATIVE AMOUNTS OF DNA

Fig. 36.

Table 2. *Classes of nuclei and valences of chromosomes with respect to DNA.*

	Nuclear DNA Class	Chromosomal DNA Valence
Diploid somatic cells	2	1
Macrotestis		
macrospmatogonia	2	1
primary spermatocytes: interphase	2	1
zygotene	(3)	?
pachytene	4	4
macrospmatids	1	1
Microtestis		
microspmatogonia	4	2
primary spermatocytes: interphase	4	2
secondary spermatocytes	2	1
microspmatids	1	1

the entire interphase of both microspmatogonia and primary microspmatocytes. That is to say, it must not be supposed that only cells which had built up their amount of DNA before a mitosis were measured. Very early stages of the interphase of these cells were measured. The chromatin threads were fine and in a state of advanced despiralization, as depicted in Fig. 24. These made up the whole of the samples except for cells from a few cysts which were believed to be at even earlier stages because of their possession of a smaller amount of cytoplasm per cell. It is certain, therefore, that the possession of a DNA class of 4 is a very early attribute of these cells. That it is maintained throughout a very long interphase is evidenced by the high frequency with which this stage is encountered in the microtestis.

In the macrotestis it will be observed that the build-up from the DNA class of 2 to one of 4 occurs in the course of leptotene and zygotene in this animal. It will be realized that this finding differs from that of many other cases in which it is the interphase that represents the "build-up" period. The interphase nuclei clearly belong to class 2. This is not so clear for the preceding generation of macrospmatogonia; their mean relative value seems a bit high. However, the frequency distribution of the individual measurements (Fig. 36) show that half of the macrospmatogonial nuclei are at the class-2 value, while the other half may be interpreted as being in the process of synthesizing DNA for the ensuing mitosis. In other words, the value for the macrospmatogonia is intermediate but not inconsistent with the view that classes or multiples of the basic DNA value are involved.

For purposes of discussion a visual summary of all the foregoing is presented by means of a bar graph in Fig. 38 (p. 685). Here the striking differences and similarities between microtestis and macrotestis may be seen at a glance.

b) Measurements of "Histone" (Alkaline Fast Green).

Since the Fast Green method of ALFERT and GESCHWIND (1953) appears to be specific for proteins of the "histone" type, the dual testis of *Scutigera* was submitted to this test, and comparative measurements were made of the nuclear material thus colored. The data are summarized in Table 3, and the distribution frequencies of the individual measurements are presented in Fig. 37.

Table 3. Relative amounts of "histone". Alkaline Fast Green photometric analysis.

Mean relative amounts in arbitrary units are given with standard error. Beneath each amount is written the number of nuclei in the sample (N) and the average diameter of the nuclei (\bar{d}).

Stage	Macrotestis	Microtestis	Soma
Interphase			1.10 ± 0.05 N=8 $\bar{d} = 4.8 \mu$
Spermatogonia	0.81 ± 0.04 N=22 $\bar{d} = 5.5 \mu$	1.61 ± 0.04 N=41 $\bar{d} = 4.6 \mu$	
Primary Spermatocytes (Interphase, early)	0.64 ± 0.03 N=24 $\bar{d} = 5.2 \mu$	1.66 ± 0.05 N=40 $\bar{d} = 4.6 \mu$	
Primary Spermatocytes (Interphase, late)		2.39 ± 0.08 N=10 $\bar{d} = 5.0 \mu$	
Leptotene	0.84 ± 0.04 N=28 $\bar{d} = 5.6 \mu$		
Zygotene	1.33 ± 0.04 N=71 $\bar{d} = 5.4 \mu$		
Pachytene	1.81 ± 0.05 N=41 $\bar{d} = 6.0 \mu$		
Diplotene	1.62 ± 0.07 N=26 $\bar{d} = 7.2 \mu$		
Secondary Spermatocytes		1.75 ± 0.06 N=12 $\bar{d} = 4.1 \mu$	
Secondary Spermatocytes Metaphases		1.50 ± 0.06 N=8 $\bar{d} = 3.0 \mu$	
Spermatids		0.44 ± 0.03 N=26 $\bar{d} = 2.5 \mu$	

"HISTONE"

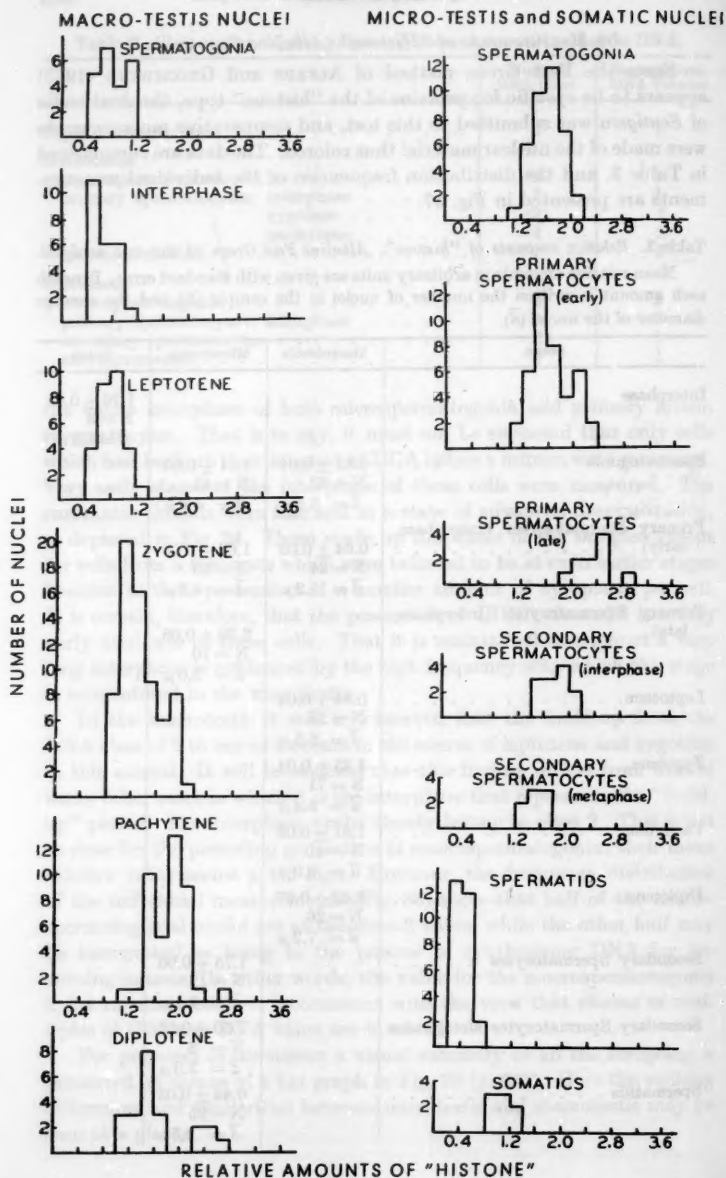


Fig. 37.

In general, the Fast Green data closely parallel those obtained with the Feulgen test. The relative amounts of "histone" for eleven types of nuclei fall into three classes approximately in the ratios of 1:2:4. Even the values for the relative amounts coincide quite closely, and it is necessary to restate explicitly and emphatically that in both cases these are arbitrary figures which have no meaning in terms of *absolute* amounts. Their coincidence is due to the similarity of the extinctions of the color reactions of the two dyes employed; in short, it is an accident of method.

For various reasons it is difficult to decide on particular values for the "histone" classes. For one thing the somatic nuclei differ with respect to "histone" from the germ cells (as is corroborated by means of the Millon measurements). For another the measurements of the interphase of the primary macrospmatocytes suggest that something other than simple classes in multiples of 2 holds for "histone".

But the overall picture is so closely parallel to that given by the DNA data that there will be no attempt to evaluate small departures from the rule. The mean relative values fall roughly into classes which are approximate multiples of the amount found in the spermatids. Discussion is aided by consideration of both nuclear class and chromosomal valence for "histone". These are summarized in Table 4.

Table 4. *Classes of nuclei and valences of chromosomes with respect to "histone".*

	Nuclear "Histone" Class	Chromosomal "Histone" Valence
Diploid somatic cells.	?	?
Macrotestis		
macrospmatogonia	2	1
primary spermatocytes: interphase	2?	1?
leptotene	2	1
zygotene	(3)	?
pachytene	4	4
diplotene	4	4
Microtestis		
microspmatogonia	4	2
primary spermatocytes: early	4	2
late	6 (8?)	3 (4?)
secondary spermatocytes	4	2
microspmatids	1	1

A comparison of tables 2 and 4 shows that the nuclei of the microtests enter meiosis with a precocious class of 4 for "histone" just as they

Fig. 37. The frequency distribution of the measurements of "histone" (alkaline Fast Green) are presented by means of histograms. In all histograms the ordinate represents the number of nuclei measured; the abscissa represents the relative amount of "histone". Each individual histogram is devoted to a separate type of cell, as indicated in the label.

were found to do for DNA. The "histone" of the nuclei of the macrotestis follows the DNA-scheme quite perfectly, while the "histone" of the microtestis differs somewhat. Whereas the DNA class of the primary microspermatocytes is 4 and that of the secondary microspermatocytes is 2, the "histone"-class of the primary microspermatocytes apparently builds up to a still higher class in late interphase, and that of the secondary microspermatocytes is 4, instead of 2. This means that the nuclei of the secondary microspermatocytes carry a double valence of "histone" for a single one of DNA. One other difference to be observed is the case of the somatic nuclei. These do not exhibit a good class of 2 for "histone". Rather they seem to be intermediate between the values found for macrospermatogonia and microspermatogonia. Compare the percent "histone" values for the Millon measurements (bottom row, Table 5).

In Figs. 38 and 39 the mean relative amounts of DNA and of "histone" are presented in the form of bar graphs. There is a 1:1 correspondence between DNA and "histone" of the nuclei of the macrotestis (hollow bars.) The macrospermatogonia have approximately twice the spermatid amounts — a class of 2. The build-up from a class of 2 to a class of 4 takes place during zygotene, the "histone" build-up being synchronous with that of DNA. Again the secondary macrospermatocytes had too low an extinction to permit measurement. Macrospermatids were unfortunately not represented in the material prepared for this analysis. The DNA and "histone" of the microtestis nuclei correspond in a 1:1 relationship in the microspermatogonia and early spermatocytes and also in the microspermatids, but the relationship is 1:2 in the secondary microspermatocytes.

c) Measurements of "Total" and "Non-Histone" Proteins (Millon).

Because the Fast Green method of ALFERT and GESCHWIND is relatively untried, it was checked by a method which is known to be reliable. This was the Millon reaction. Tissue from the dual testis of *Scutigera* was submitted to this reaction on the one hand *without* differential pretreatment, and on the other hand *with* pretreatment designed to remove histone. In this way microtestis and macrotestis cells can be compared for relative amounts of "total" protein and of "non-histone" protein. The difference between these two amounts represents, of course, the extracted material, or "histone". The data are summarized in Table 5.

Comparison of the "total" protein of nuclei of the microtestis with those of the macrotestis shows no difference between them. Measurements were restricted to stages where there was no size difference between them. On cytological grounds, the sample from the microtestis was identified as consisting of late spermatogonia or primary spermatocytes.

The sample from the macrotestis was identified as consisting entirely of primary spermatocytes of early prophase between interphase and diplotene. It was impossible to tell exactly what stage, however, was being measured.

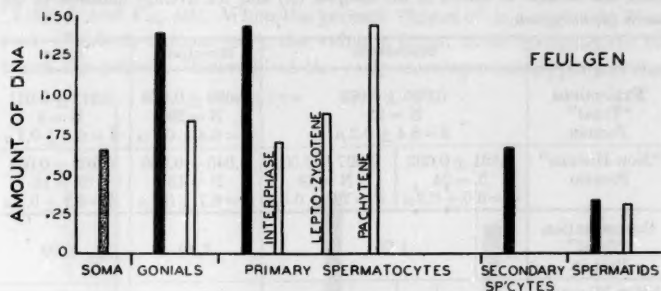


Fig. 38.

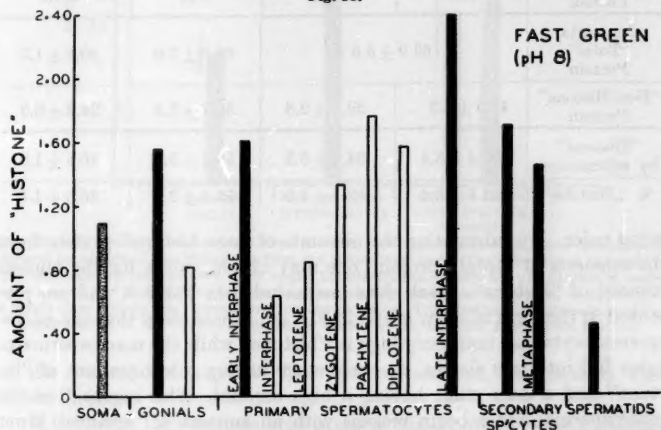


Fig. 39.

Figs. 38 and 39. Mean relative amounts of DNA and "histone", respectively, are shown in two bar graphs. Bars representing corresponding types of cells are set in corresponding positions. The value for diploid somatic nuclei is shown with a stippled bar. The values for different stages of the macrotestis are shown with hollow bars, and of the microtestis with solid bars. There is a 1:1 correspondence between DNA and histone except for somatic nuclei and secondary microspematocytes.

A group of smaller, hence early, macrospematocytes is relatively high in "non-histone" protein, and conversely a larger and later group is low in this kind of protein. These two groups are recognizable cytologically; the smaller being stained more intensely, and the larger

Table 5. Extinctions, concentrations and amounts of "total" and "non-histone" nuclear proteins. Values for "histone" are derived from these data by subtraction.

Millon Photometric Analysis.

The mean values are given with the standard error. Beneath the mean extinctions, the number of nuclei in the samples (N) and the average diameter of the nuclei (\bar{d}) are given.

	Macrotestis		Microtestis	Soma
Extinctions "Total" Protein	0.095 ± 0.005 N = 23 $\bar{d} = 6.4 \pm 0.2 \mu$		0.099 ± 0.003 N = 29 $\bar{d} = 6.4 \pm 0.1 \mu$	0.212 ± 0.011 N = 4 $\bar{d} = 0.4 \pm 0.1 \mu$
"Non-Histone" Protein	0.061 ± 0.003 N = 34 $\bar{d} = 6.0 \pm 0.3 \mu$	0.027 ± 0.002 N = 19 $\bar{d} = 7.0 \pm 0.4 \mu$	0.045 ± 0.006 N = 18 $\bar{d} = 6.1 \pm 0.3 \mu$	0.108 ± 0.003 N = 16 $\bar{d} = 4.3 \pm 0.1 \mu$
Concentration "Total" Protein	1.90		2.00	5.30
"Non-Histone" Protein	1.53	0.68	1.13	2.70
Amounts "Total" Protein	63.9 ± 5.6		68.9 ± 5.0	40.8 ± 1.2
"Non-Histone" Protein	42.5 ± 2.3	29.8 ± 2.3	30.7 ± 2.3	24.3 ± 0.8
"Histone" by subtraction	21.4 ± 5.4	34.1 ± 6.3	38.2 ± 2.1	16.5 ± 1.8
% "Histone"	33.6 ± 8.4	53.4 ± 1.0	55.4 ± 3.0	40.5 ± 4.4

being paler. By subtracting the amounts of "non-histone" protein from the amounts of "total" protein, one may obtain values for the nuclear content of "histone". Such data are included in Table 5, and are presented in the form of a bar graph in Fig. 40. These show that the micro-spermatocytes are uniformly high in "histone" while the macrospermatocytes fall into two classes, an early stage having a low amount of "histone" and a later stage having a high amount. This means that the macrospermatocytes begin meiosis with an amount of "histone" lower than that possessed by the micro-spermatocytes, but build up in the course of the meiotic prophase to the same amount. This is exactly what was found by means of the alkaline Fast Green method, and agrees also with the finding of RIs (1947) in the case of the grasshopper, where he found that the "histone" doubles in the meiotic prophase.

Somatic nuclei were also measured before and after extraction by sulfuric acid. A different kind of somatic tissue had to be used from the one measured in the Feulgen and Fast Green tests, because the connective tissue nuclei used in the latter tests were difficult to locate with certainty in the Millon preparations due to the fact that the connective

tissue cells are poor in cytoplasm, and the nuclei are not sharply demarcated. Nuclei from low columnar epithelium of the posterior gonaduct were suitable for measurement. These are comparatively very small and proved to contain less nuclear proteins than the spermatocytes (Table 5 and Fig. 40). When the percent "histone" is calculated, however, (Table 5, bottom row), the value is found to be intermediate between the percent "histone" of the early macrospermatocytes and that

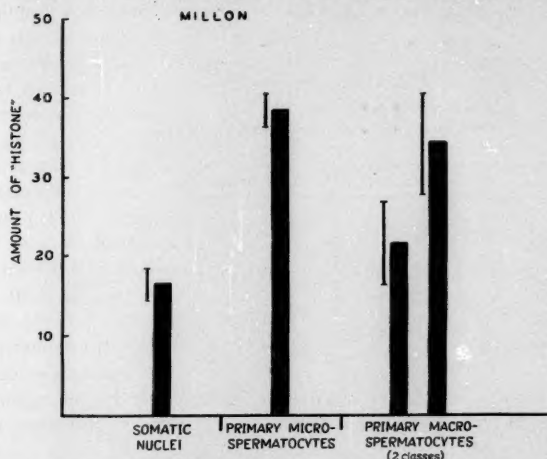


Fig. 40. Mean relative amounts of the "histone" content of different types of nuclei, as derived by means of the Millon reaction, are shown with bars. The brackets at the ends of the bars indicate the standard error of the measurements. There are two classes of nuclei with respect to "histone" content among the primary macrospermatocytes, as opposed to a single class among the primary microspermatocytes. This finding provides an excellent confirmation of the results obtained by means of the alkaline Fast Green method.

of the microspermatocytes. This also agrees with the alkaline Fast Green findings.

It is known that sulfuric acid extracts some protein besides histone. In order to gauge this, measurements were made of the cytoplasm of very large macrospermatocytes before and after extraction with sulfuric acid. The decrease in concentration was about 10%. The data are given in Table 6.

The "total" protein has been assumed to remain constant throughout the prophase of the macrotestis, whereas it may actually increase. The difficulty of recognizing prophase stages in this material and of comparing tissue before and after the drastic extraction treatment (which may cause the tissue to shrink or swell) altogether make any statements concerning the "histone" fraction, as determined by the Millon reaction,

uncertain. The essential point made here is that the "histone" content of the macrospermatocytes increases during meiosis, and no such increase occurs in the case of the microspermatocytes. The results obtained from the alkaline Fast Green test may thus be considered confirmed.

No comparative measurements of the protein conditions in the cytoplasm were made for either the macro or the microtestis. It is obvious (Figs. 12, 13) that the macrospermatocytes encompass a volume of

cytoplasm that is many times as great as that which is carried by the microspermatocytes.

That this is not due to a higher content of water as was suggested by GEITLER (1941) for certain cellular size differences is clear even without measurement. Inspection of the Millon preparations shows that the cytoplasm of the

Table 6. Concentration of "histone" of cytoplasm of macrospermatocytes. Millon Photometric Analysis.

Mean values are given with standard error. Number of measurements (*N*) are shown beneath mean extinctions.

	Extinctions	Concentrations
"Total" Protein	0.132 ± 0.012 <i>N</i> = 6	2.64 ± 0.24
"Non-Histone" Protein	0.092 ± 0.006 <i>N</i> = 8	2.31 ± 0.18
"Histone"		0.33 ± 0.29
"Histone"		$12.5 \pm 11.0\%$

macrospermatocytes is rich in proteins. It is, then, the consequence of an actual increase in proteins (SCHRADER and LEUCHTENBERGER, 1950).

Discussion.

A preliminary attempt is made herewith to set forth whatever new information the dual spermatogenesis of *Scutigera* may offer to the problem of meiosis. The forces governing meiotic phenomena are not at all understood. Our knowledge remains at the level of descriptive morphology. Many groups of organisms possessing peculiar processes of meiosis have been investigated with the hope of finding a clue to the fundamental nature of meiosis, but the net result has been either to enlarge the problem, or else to settle for the more comfortable conviction that exceptional cases can be derived from, and made to conform to, "those general features of meiosis [which are so] extraordinarily constant throughout both the animal and vegetable kingdoms" (WHITE, 1945). Concentration on these general features has led nowhere save to the acceptance of behavioral description as representing causal effects.

For example, a fundamental assumption of the classical hypothesis of meiosis is that reduction is dependent upon a previous pairing and crossing-over of parts of chromosomes. The concession that this is a false lead, despite the evidence massed against it by such investigators

as WILSON, SCHRADER, HUGHES-SCHRADER and COOPER, will probably not be made by the cytogeneticist unless a specific inhibitor of pairing is found which does not interrupt the regulatory function of reduction. Yet such an inhibition seems to occur naturally in the case of many sex chromosomes as well as with the so-called m-chromosomes (WILSON, 1905, 1910 and 1932; HUSTED and RUEBUSH, 1940). Examples of the behavior of the sex chromosomes of certain animals merit a brief description. Thus *Melophagus*, the sheep "tick", (COOPER, 1941) possesses an X and Y which regularly move to opposite poles without previous conjunction. The five components of the compound X of the hemipter *Acholla* (PAYNE, 1910; TROEDSSON, 1944) go together to one pole while the single Y goes to the opposite one, despite the omission of synaptic phenomena, and the same is true of the nematode *Contracaecum* (GOODRICH, 1916) where the X has eight components which travel to the same pole in the reduction division. Even more striking are the cases where no Y is present to take a vis-a-vis position to the compound X during the reduction division, as is the condition, for instance, in the coecid *Matsucoccus* (HUGHES-SCHRADER, 1948) and the nematode *Toxascaris* (WALTON, 1924) in both of which six components of a compound X regularly go to the same pole at reduction even though no visible connection exists between them and there is no Y chromosome in the cell to somehow motivate the joint movement. It is clear that the problem of segregation involves many questions that are not ordinarily considered by the cytogeneticist.

Scutigera forceps may now be added to this list, already so long that enumeration is out of the question. In some respects, however, the condition in *Scutigera* gives greater cause for hope of progress. For the exceptional, asynaptic behavior of special chromosomes in cells where all the other chromosome pairs follow the general synaptic scheme presents quite grave technical difficulties for experimental analysis. The asynaptic meiosis of *Scutigera*, on the other hand, is characteristic of whole cells, in fact of a whole testicular region. Somewhat comparable conditions have been encountered in several Hemiptera (SCHRADER, 1945a and b, 1946a and b, and 1947) where a dual spermatogenesis is in some of the cases (the *Discocephalini* and *Loxa*) also coupled with an omission of meiotic pairing. But in all these instances the unorthodox type in the two lines of spermatogenesis results in an irregular chromosome distribution which almost certainly culminates in non-functional sperms. This seems to be avoided in *S. forceps* where the unusual as well as the usual course of meiosis results in sperms that contain ordinary haploid complements of chromosomes. These appear equally motile, and find their way into the seminal receptacle of the female with equal facility.

Two questions concerning the testis of *Scutigera* naturally arise. Why do the cells of the distal region possess a meiotic cycle with all the classical features of meiosis, while those arising more posteriorly undergo segregation without pairing? The other question concerns the comparative chemical analysis of the nuclei of the two kinds of cells. Might not the structural constituents of chromosomes which pair in meiosis differ chemically from those of chromosomes which do not? The first question is not necessarily answered by the second. It is the second which is taken up here. The answer is that decided differences are indeed found. The relative proportions of nucleic acid and a kind of basic protein believed to be histone differ during the two meiotic processes at equivalent stages. That is to say differences in nuclear class and chromosomal valence of DNA and "histone" are involved.

The dual testis of *S. forceps* presents not only a difference with respect to chromosome pairing, but a difference of cellular growth as well. One may always wonder whether findings are related to growth or to pairing. It is thought that the present chemical findings cannot reasonably be correlated with the phenomenon of growth for the following reasons. In the first place the cells which show abnormal growth — those of the macrotestis — are chemically the normal ones. It is the cells of the microtestis which depart from the pattern hitherto reported in respect to DNA and protein. In the second place, measurements have not been made for the present on cells which had entered the growth phase. The data of this study are confined to pre-growth nuclei, except for macrospermatids. Such nuclei of the macrotestis as were measured are the same size as those of the microtestis with which they are compared. Thus it may be said that as far as the cytophotometric side of this study is concerned the growth-phenomena of the material were avoided as much as is possible. In the third place, work has already been done on an organism which shows growth differences comparable to those existing in *Scutigera*. This is the work of SCHRADER and LEUCHTENBERGER on *Arvelius* (1950). The relationships of DNA and protein to cellular growth were thoroughly investigated by these authors. In *Arvelius* different regions of the testis give rise to spermatocytes differing greatly in size, those of one lobe becoming eight times larger than those of another lobe. Chromosomal morphology and behavior were identical in both lobes regardless of the difference in cellular size. Later growth-differences were not presaged by any chemical differences before growth. The relative amounts of DNA remained the same throughout spermatogenesis, and proteins were found to be in a simple direct proportion to cellular volume. On the strength of this evidence it would seem unsafe to correlate the double values for DNA and "histone" of the cells of the microtestis of *Scutigera* with the growth-phenomena of the

cells of the *macrotestis*. Conversely, it would seem reasonable to correlate the chemical differences with the abnormal chromosomal behavior of the *microtestis* cells, where the unusual chemical condition is in fact found.

Several points are clarified by these findings. The difference between the cells of the two regions is not limited to the maturation divisions, but begins far back in the spermatogonial generations. This means that non-pairing is not the result of a simple inhibitor acting on the primary spermatocytes. It would appear that the chromosomes must long beforehand assume a profoundly different character. The first three generations of spermatogonia differ with respect to volume from microtestis to macrotestis. Beginning with the fourth generation they differ morphologically in an apparently qualitative, rather than a quantitative way. Chemically, the chromosomes of the microspermatogonia maintain a double valence of DNA and "histone". By contrast, those of the macrotestis remain normal, showing a single valence of DNA and "histone", save only when building up for a mitosis. This chemical difference emphasizes the importance of the cytological observation that cells of the microtestis change character at the fourth generation, and maintain this change in character throughout the next four cell generations, inclusive of the one called the primary spermatocyte stage. This is to say that the primary spermatocytes of the microtestis do not differ in any visible way from late microspermatogonia. It is only that the cells to which they give rise differ from them. The chronology of the generations of the microtestis is unique and perhaps of the greatest significance to the problem at hand. Three normal spermatogonial generations are succeeded by four special generations, which it may be quite wrong to call spermatogonia, just as it may be wrong to call the last of these four generations the primary spermatocytes. What might be more correct (though convenience may carry more weight than inference in this case) would be to designate these four generations of cells as preparatory stages for an asynaptic meiosis.

It may be interposed at this point that no significance is attached to the number *four* as it applies to the spermatogonial conditions in the microtestis. There is an extra generation of cells in the microtestis, but perhaps it would be unreasonable to assume that an extra generation is essential to the preparatory steps leading up to an asynaptic meiosis. Perhaps three or two or one generations would suffice. However, it does seem reasonable to suggest that later chromosomal behavior is influenced by preparatory changes occurring in preceding generations of cells. This also suggests that in *Scutigera* the deletion of the process of pairing from the meiotic prophase requires that the chromosomes acquire and maintain a double valence of DNA, and that the chromosomal proteins be

changed, not in total amount, but in ratio of constituent classes of proteins. This is to say that the ratio of "non-histone" protein to "histone" may change in favor of more "histone" and less "non-histone" protein, in fact from 25% to 50%. The data show that the "histones" possible double again just before the maturation division, but that the DNA does not (Figs. 38 and 39).

Meiosis is consummated rather suddenly in one short step in the second maturation division of the microtestis. From cytological evidence the inference is unavoidable that segregation and reduction of chromosomes occurs as the chromosomes pass to the poles with the anaphase movement to the poles. The chromosomes of this divisions have a single valence of DNA, but seem to retain a double one, still, of "histone". In view of the fact that this is the crucial stage in the asynaptic meiosis, the correlation with peculiar properties of the chromosomal proteins seems strong. That the protein in question is an integral part of the chromosomes is evident from the fact that measurements were made of metaphase figures after the nuclear membrane was gone.

No sooner are the daughter cells of this division — the micro-spermatids — formed than the valence of the chromosomes for "histone" falls to one. Half of the "histone" of each chromosome must be lost at this step. This means that the drop in "histone" from a double to a single valence per chromosome occurs in the last division, whereas the drop in DNA occurs in the next to last division. Therefore, the first maturation division of the asynaptic meiosis is reductional for the chromosomal valence of DNA, but not for chromosome number nor for the chromosomal valence of "histone", while the second maturation division is reductional for chromosome number and the chromosomal valence of "histone". This drop in "histone" may not represent a loss of substance but a conversion into something else. Protamine, which might well be produced (KOSSEL, 1912), is a substance which would be extracted from the cells with the technique here employed (ALFERT and GESCHWIND, 1953).

Thus it would appear that the grand process of meiosis can be broken up into component processes, examples of which are the pairing of homologues and the doubling of chromosomal valence of DNA and "histone". Usually these processes occur simultaneously during the primary spermatocyte stage, but this is by no means a necessary condition. In the microtestis of *Scutigera*, the doubling of nucleic acid and protein occurs precociously at a very early time in the spermatogonial generations. This early doubling may in itself cause an inhibition of pairing between homologues. The reductional separation of the homologues, on the other hand, which occurs at metaphase II, must have a

mechanism utterly different from the one by which meiosis is usually explained.

A finding incidental to this study but worthy of mention on its own account pertains to the "constancy" hypothesis of DNA (BOIVIN, VENDRELY and VENDRELY, 1948). This hypothesis proposes that a constant amount of DNA is associated with the chromosome set of any animal or plant. It implies that DNA is closely associated with the hereditary element. An alternative implication that might equally well fit the fact of "constancy" would be that DNA is associated only with the skeletal material of the chromosomes. The dual testis of *Scutigera* constitutes an organ where chromosomes of different cells differ in size and shape. It might be supposed that if DNA is skeletal only in function, more of it might be found in the larger chromosomes than in the smaller. Actually, however, the large chromosomes do not contain any additional amount of DNA. Had events pointed the other way, something would have been proven. As it is, the question remains unresolved. The finding amounts to an interesting bit of evidence in support of the well-established hypothesis of "constancy" without, however, contributing to an elucidation of its implications.

Concerning the structure of chromosomes, the finding that the chromosomes of the microspmatocytes possess half the volume of those of the macrospermatocytes but the same amount of DNA and protein (total and "histone"), and that the chromosomes of the microspmatogonia possess the same volume as those of the macrospermatogonia but double the amount of DNA and "histone" (although the total protein may be the same), strongly suggests that the difference in size is due either to hydration or to looseness of coiling. These alternatives are not, of course, contradictory of one another.

Also there is a correlation between the clumping and fusing of the chromosomes during the second maturation division of the microspmatocytes and their possession of a double valence of "histone" with a single valence of DNA. This "clumping" behavior may be analogous to the heteropycnosis of those sex chromosomes which also show a regular and orderly reduction without synapsis. Investigation of such cases is definitely called for. If an involvement of unusual chromosomal valence of DNA and histone should be disclosed in these cases as well as in *Scutigera*, then the correlation set forth in this thesis will be greatly strengthened. The suspicion aroused in the past by heteropycnosis will be confirmed; this is to the effect that the forces governing the movements of chromosomes in pairing and segregation are functions of the macromolecules of which the chromosomes are comprised (SCHRADER, 1941).

Our understanding of these forces will then await only the discovery of the functional characteristics of these molecules within the cell.

Summary.

1. There are two types of spermatogenesis in every testis of *Scutigera forceps*, one of which follows orthodox lines while the other is unusual in several respects.

2. The unusual features of the latter comprise extraordinary spermatogonial generations, and omission of pairing in the first spermatocyte division. Nevertheless there is a reduction in the second division and all resulting spermatids carry a haploid set of chromosomes.

3. Cytophotometric analysis shows that the two different types of spermatogenesis are correlated with differences in the DNA and "histone" contents of the nuclei.

References Cited.

- ALFERT, M., and I. GESCHWIND: A selective staining method for the basic proteins of cell nuclei. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **39**, 991—995 (1953). — BOIVIN, A., R. VENDRELY and C. VENDRELY: L'acide désoxyribonucléique du noyau cellulaire, dépositaire des caractères héréditaires; arguments d'ordre analytique. *C. r. Acad. Sci. Paris* **226**, 1061—1062 (1948). — BOVIN, P.: L'évolution d'un chromosome spécial (hétérochromosome?) au cours de la double spermatogénèse chez *Scutigera coleoptrata*. *Arch. Zool. expér.* **75**, 595—613 (1934). — BOVIN, P., et P. ANCEL: Sur l'existence d'un chromosome accessoire chez *Scutigera coleoptrata* et sa signification. *C. r. Assoc. des Anat.* **13**, 104—124 (1911). — CHAMBERLIN, R. V.: The Myriapod fauna of the Bermuda Islands with notes on variation in *Scutigera*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **13**, 271—287 (1920). — CLEVELAND, L. R.: Hormone-induced sexual cycles of flagellates. IX. Haploid gametogenesis and fertilization in *Barbulanympha*. *J. Morph.* **93**, 371—404 (1953). — COOPER, K. W.: Bivalent structure in the fly *Melophagus ovinus* L. (Pupipara, Hippoboscidae). *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* **30**, 109—114 (1941). — GEITLER, L.: Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben. *Erg. Biol.* **18**, 1—33 (1941). — GOMORI, G.: *Microscopic Histochemistry*. Chicago: University Press 1952. — GOODRICH, H. B.: The germ cells in *Ascaris incurva*. *J. of Exper. Zool.* **21**, 61—99 (1916). — HSU, T. C., and C. M. POMERAT: Mammalian chromosomes in vitro. II. A method for spreading the chromosomes of cells in tissue culture. *J. Hered.* **44**, 23—30 (1953). — HUGHES-SCHRADER, S.: Cytology of coccids (*Coccoidea—Homoptera*). *Adv. Genet.* **2**, 127—203 (1948). — HUSTED, L., and T. RUEBUSH: A comparative cytological and morphological study of *Mesostoma*. *J. of Morph.* **67**, 387—410 (1940). — KOSSEL, A.: The Proteins, Herter Lecture. *Bull. Hopkins Hosp.* **1912**. — MAKINO, S.: An Atlas of the Chromosome Numbers in Animals. Iowa State Press 1950. — MATTHEY, R.: Les Chromosomes des Vertébrés. Lausanne: Rouge 1949. — MEDES, G.: Spermatogenesis of *Scutigera forceps*. *Biol. Bull.* **9**, 158—186 (1904). — OGAWA, K.: Chromosome studies in the *Myriapoda*. IV. A study on the sex-chromosomes in two allied species of Chilopods. *Annotations Zool. Jap.* **25**, 434—440 (1952). — Chromosome studies in the *Myriapoda*. V. A chromosomal survey in some Chilopods with a cyto-taxonomic consideration. *Jap. J. Genet.* **28**, 12—18 (1953). — ORNSTEIN, L.: The distributional error in microspectrophotometry. *Labor. Invest.* **1**, 250—264 (1952). — PATAU, K., and R. P. PATIL: Mitotic effects of sodium nucleate in root tips of *Rhoeo discolor* HANCE.

Chromosoma 4, 470—502 (1952). — PAYNE, F.: The chromosomes of *Acholla multispinosa*. Biol. Bull. 18, 174—179 (1910). — POLLISTER, A. W.: Quelques méthodes de cytologie chimique quantitative. Rev. d'Hématol. 5, 528—553 (1950). — Photomultiplier apparatus for microspectrophotometry of cells. Labor. Invest. 1, 106—114 (1952). — POLLISTER, A. W., and L. ORNSTEIN: Visible microspectrophotometry. Analytical Cytology, Ed. R. C. Mellors. McGraw-Hill 1954. — POLLISTER, A. W., and H. RIS: Nucleoprotein determination in cytological preparations. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 12, 147—154 (1947). — RASCH, E., and H. SWIFT: Notes on the cytochemical Millon reaction. J. Histochem. a. Cytochem. 1953. — RIS, H.: The composition of chromosomes during mitosis and meiosis. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 12, 158—160 (1947). — SCHRADER, F.: The Sex Chromosomes. Berlin: Gebrüder Bornträger 1928. — The sex chromosomes: heteropycnosis and its bearing on some general questions of chromosome behavior. Univ. of Pennsylvania Bicentennial Conference. Philadelphia: Univ. of Penn. Press 1941. — Regular occurrence of heteroploidy in a group of *Pentatomidae* (*Hemiptera*). Biol. Bull. 88, 63—70 (1945a). — The cytology of regular heteroploidy in the genus *Loxa* (*Pentatomidae-Hemiptera*). J. of Morph. 76, 157—177 (1945b). — The elimination of chromosomes in the meiotic divisions of *Brachystethus rubromaculatus* DALLAS. Biol. Bull. 90, 19—31 (1946a). — Autosomal elimination and preferential segregation in the harlequin lobe of certain *Discocephalini* (*Hemiptera*). Biol. Bull. 90, 265—290 (1946b). — Data contributing to an analysis of metaphase mechanics. Chromosoma 3, 22—47 (1947). — SCHRADER, F., and C. LEUCHTENBERGER: A cytochemical analysis of the functional interrelations of various cell structures in *Arvelius albopunctatus* (DE GEER). Exper. Cell Res. 1, 421—452 (1950). — SWIFT, H. H.: The desoxyribose nucleic acid content of animal nuclei. Physiologic. Zool. 23, 169—198 (1950). — TROEDSSON, P. H.: The behavior of the compound sex chromosomes in the females of certain *Hemiptera Heteroptera*. J. of Morph. 75, 103—147 (1944). — TUZET, O., and J.-F. MANIER: Les spermatozoïdes de quelque myriapodes chilopodes et leur transformation dans le réceptacle seminal de la femelle. Ann. Sci. natur. 15, 221—238 (1953). — WALTON, A. C.: Studies on nematode gametogenesis. Z. Zellenlehre 1, 167—239 (1924). — WHITE, M. J. D.: Animal Cytology and Evolution. Cambridge: University Press 1945. — WILSON, E. B.: Studies on chromosomes. II. The paired microchromosomes, idiochromosomes, and heterochromosomes in *Hemiptera*. J. of Exper. Zool. 2, 507—545 (1905). — Studies on chromosomes. VI. A new type of chromosome combination in *Metapodius*. J. of Exper. Zool. 9, 53—78 (1910). — Polyploidy and metaphase patterns. J. of Morph. 53, 443—471 (1932).

Dr. HUDSON R. ANSLEY, Department of Biology,
The Johns Hopkins University, Baltimore 18, Maryland.

From the John Innes Horticultural Institution, Bayfordbury, Hertford, Herts.

X-RAY BREAKAGE EXPERIMENTS WITH ENDOSPERM I. SUB-CHROMATID BREAKAGE.

By

L. F. LA COUR and A. RUTISHAUSER.

With 10 figures in the text.

(Eingegangen am 4. August 1954.)

I. Introduction.

Analysis of radiation experiments is complicated by the fact that changes induced earlier in the mitotic cycle are not scored until the following metaphase or anaphase. This complication is intensified when the cells used for treatment are not synchronized so that overlapping in the succession of changes appears (DARLINGTON and LA COUR, 1945).

The present paper deals with experiments designed to remove the evil of overlapping. For this purpose we have used young endosperm tissue with synchronized development of the nuclei. In this instance, we have used mainly anaphases in our study, since our main interest lay in the study of chiasma-like structures appearing in anaphases close to the time of radiation. We have chosen to call these and similar aberrations *point errors*. In a brief note elsewhere we have suggested that point errors arise as a result of sub-chromatid breakage and reunion (LA COUR and RUTISHAUSER, 1953). On the view that the chromosome is a multi-fibred protein structure we believe that the breakage may involve a varying number of strands (cf. AVANZI, 1950).

A complete account of this first experiment with endosperm together with a discussion of other interpretations and relevant issues is presented here.

II. Materials and Methods.

Materials. Endosperm of *Scilla sibirica* ($n = 6$) was used in these experiments; formation is of the typical *Scilla* type and the nuclei, therefore, have a triploid complement. Mitosis is synchronized through six mitotic cycles, that is up to the formation of 64 nuclei (fig. 1). Throughout this period the nuclei lie in a common cytoplasm with no separating walls between them. Later with the initiation of walls the mitosis is first in waves then in patches.

We have not determined the time between fertilization and the first mitosis in *Scilla* endosperm, since during initial development of the ovules the material was grown in the open.

X-ray treatment. Inflorescences with developing seed pods were kept in water in an artificially lighted chamber, maintained at $18^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}$ throughout the experiment. The measured X-ray dose of 54 r was given unfiltered, spread over one minute, using 70 kv. and 5 ma. with a focal distance of 25 cm.

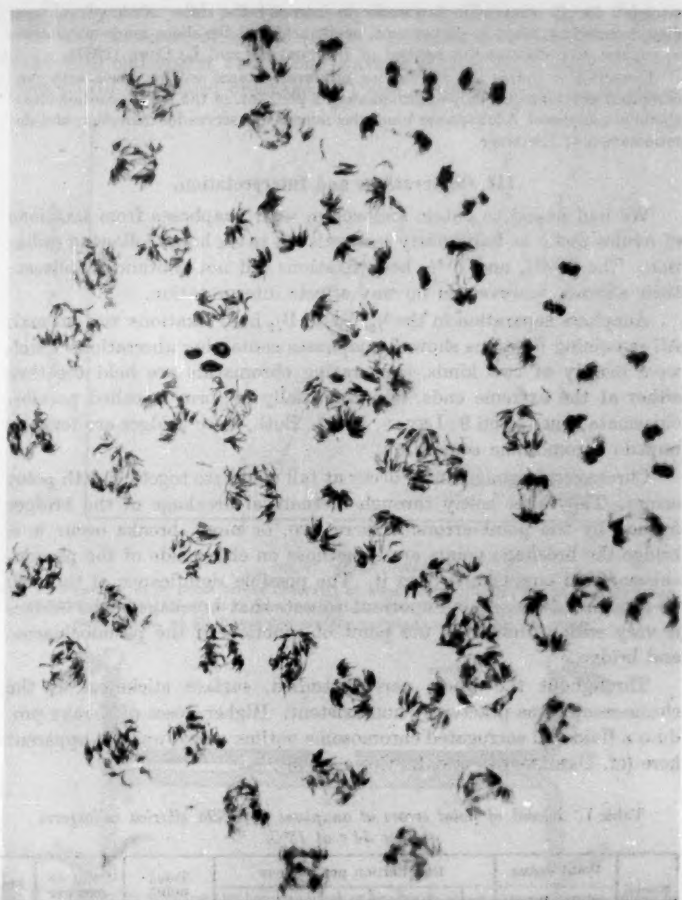


Fig. 1. Microphotograph of entire endosperm from *Scilla sibirica* four hours following irradiation. The 64 anaphase nuclei show almost complete synchronization ($\times 114$).

Preparation of slides. Preparations were made according to the technique of RUTISHAUSER and HUNZIKER (1950). Ovules were removed from the seed pod, fixed in acetic alcohol (1:3) for one hour, then stored overnight in 95 per cent. alcohol. They were then taken down to water through successive changes of alcohol, 70, 50 and 30 per cent., 10 minutes in each, hydrolysed in N/HCl at 60° for 12 minutes and stained in Feulgen reagent for two hours. After staining the ovules

were left for 10 minutes in tap water to intensify the stain. Endosperms were dissected and squashed in 45 per cent. acetic acid and the slides made permanent in euparal according to the method of DARLINGTON and LA COUR (1947).

Dissection is simple but the finding of correct stages tedious, since with synchronized development, only approximately 5 per cent. of the ovules contain endosperm at anaphase. A low-power binocular microscope serves for dissection and determination of the stage.

III. Observations and Interpretation.

We had hoped to obtain endosperm with anaphases from fixations of ovules made at half-hourly intervals up to six hours following radiation. The 3, 4 $\frac{1}{2}$ and 5 $\frac{1}{2}$ hour fixations did not contain anaphases; their absence however, in no way affects interpretation.

Anaphase separation in the $\frac{1}{2}$, 1 and 1 $\frac{1}{2}$ hour fixations was normal. All remaining fixations showed anaphases containing aberrations which were mainly of two kinds. Separating chromatids are held together either at the extreme ends, or interstitially to form so-called pseudochiasmata (figs. 7 and 9; LEVAN, 1949). Both, since bridges are formed, impede chromosome separation.

Chromatid fragments may occur at full anaphase together with point errors. They arise solely through mechanical breakage of the bridges formed by the point errors. Where two, or more, breaks occur in a bridge the breakage points are sometimes on either side of the pseudochiasma and equidistant from it. The possible significance of this will be discussed later. It is important to note that breakage of the bridges is very seldom indeed at the point of junction of the pseudochiasma and bridge.

Throughout the whole period studied, surface stickiness of the chromosomes was practically non-existent. Higher doses of X-rays produce a fluid and corrugated chromosome outline which was not apparent here (cf. DARLINGTON and LA COUR, 1945).

Table 1. Record of point errors at anaphase in *Scilla sibirica* endosperm after 54 r at 18°C.

Time hours	Nuclei	Point errors		Distribution per nucleus									Total point errors	Point er- rors per nucleus	Standard errors
		inter- calary	termi- nal	0	1	2	3	4	5	6	7	8			
2	43	24	3	24	12	6	1	—	—	—	—	—	27	0.627	± 0.16
2 $\frac{1}{2}$	24	15	2	10	11	3	—	—	—	—	—	—	17	0.708	± 0.14
3 $\frac{1}{2}$	16*	46	3	—	1	5	5	3	1	1	—	—	49	3.062	± 0.31
4	48	170	9	1	2	4	16	13	6	4	1	1	179	3.729	± 0.21
5	42	132	16	1	1	8	11	12	6	2	—	1	148	3.524	± 0.22
6	25	93	5	—	1	3	4	10	4	2	1	—	98	3.92	± 0.28
6 $\frac{1}{4}$	35	161	3	—	—	2	7	7	10	2	7	—	164	4.685	± 0.25

* Low figure due to imperfect dissection.

The frequency of point errors is shown in Table 1. It is evident that they increase with time (fig. 2). Included is a chance $6\frac{1}{4}$ hour fixation of endosperm undergoing wave mitosis. This contained metaphases with chromatid breakage (B') and anaphases with point errors

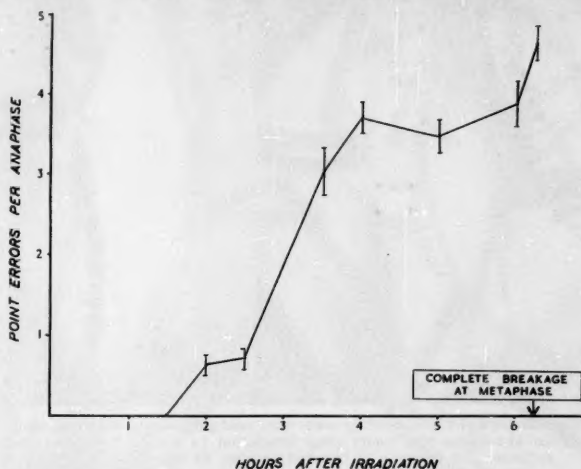


Fig. 2. Frequencies of point errors observed at anaphase in *Scilla sibirica* endosperm at intervals after a dose of 54 r. The onset of chromatid (complete) breakage, seen in metaphases, at $6\frac{1}{4}$ hours denotes the prophase origin of point errors.

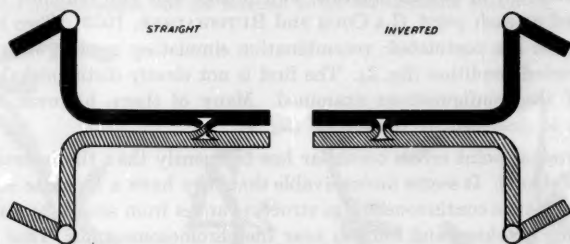


Fig. 3. Diagram illustrating the consequences of breakage of sub-chromatids at prophase and two possible kinds of reunion to give homologous intercalary point errors at anaphase. Note: an early anaphase condition involving half-chromatids is shown for simplicity. After LA COUR and RUTISHAUSER (1953).

alone. Thus, it is clear that point errors are of prophase origin. They arise during the period between early prophase, when B' occurs, and late prophase, before spiralization is complete, as must be inferred from the known X-ray effects on metaphase chromosomes (SPARROW, 1951, and HAQUE, 1952).

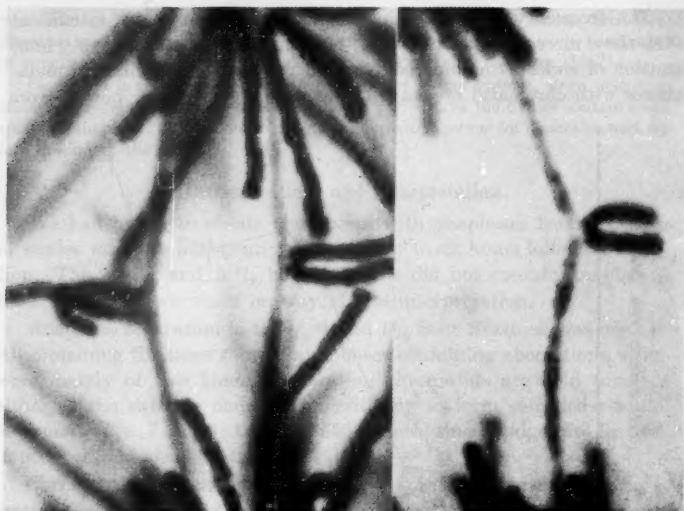


Fig. 4. Microphotographs of intercalary point error configurations in anaphase nuclei from *Scilla sibirica* endosperm five hours after irradiation ($\times 1260$). Note: sub-chromatid structure and evidence of inverted reunion, as inferred in Fig. 3.

It has been suggested that point errors are the result of breakage and recombination of sub-chromatids, two breaks and two reunions being involved at each point (LA COUR and RUTISHAUSER, 1953). Two kinds of reunion are postulated; recombination simulating crossing-over and an inverted condition (fig. 3). The first is not clearly distinguishable in any of the configurations examined. Many of them, however, seem clearly to demonstrate the second (fig. 4).

Terminal point errors occur far less frequently than the intercalary kind (Table 1). It seems inconceivable that they have a separate origin. We assume the continuous bridge structure arises from anaphase tension following breakage and reunion near the chromosome ends. That they could arise from union of unbroken ends seems remote.

So far we have described only simple point errors involving sister chromatids at homologous loci. More complex types of configurations, involving non-homologous loci, are however seen. They can be classified as intrachromatid and interchromatid. The first gives loop structures (figs. 5 and 6). The last, which can involve sister or non-sister chromatids, gives configurations with unequal arms distal to the point of union (figs. 6a and 7). It is inferred that they arise through the coiling and overlapping of chromatids at prophase, as demonstrated in fig. 8.



Fig. 5. Microphotographs of point error configurations in anaphase nuclei from *Scilla sibirica* endosperm five hours after irradiation ($\times 1260$). Two examples of interchromatid and non-homologous intrachromatid point errors involving one chromosome. On the right the intrachromatid loop lies proximal to the interchromatid association.

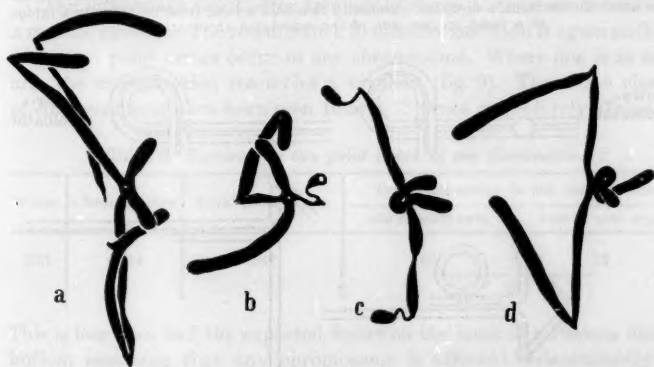


Fig. 6a—d. Point error configurations involving non-homologous loci from anaphases in *Scilla sibirica* endosperm after irradiation; (a) and (b) at $6\frac{1}{2}$ hours. (c) and (d) at four hours and five hours respectively. In (a) the non-homologous association involves a third chromatid. In (b) an association involving chromatids of median and nucleolar chromosomes. In (c) and (d) intrachromatid loops proximal to interchromatid associations ($\times 1035$).



Fig. 7. Microphotographs of point error configurations in anaphase nuclei from *Scilla sibirica* endosperm four hours after irradiation ($\times 1260$). The left-hand nucleus with two point errors, one involving homologous loci, the other involving non-homologous loci. The right-hand nucleus shows a configuration with two point errors involving one chromosome arm. To the right, a branched chromatid structure arising from breakage in a bridge at a point on one side of the associated chromatids.

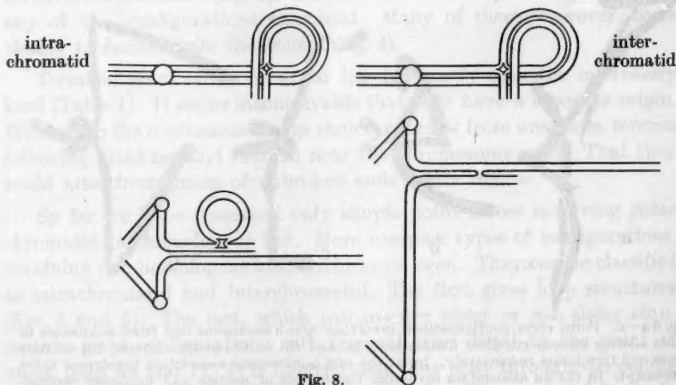


Fig. 8.



Fig. 9. Microphotographs of point error configurations in anaphase nuclei from *Scilla sibirica* endosperm five hours after irradiation ($\times 1800$). On the left, a configuration with two point errors involving one chromosome arm. On the right, a bivalent-like structure involving point errors in both arms.

The intercalary point error frequently shows a structure resembling a meiotic chiasma. The resemblance to meiotic condition is again striking when two point errors occur in one chromosome. Where one is in each arm the configuration resembles a bivalent (fig. 9). These two classes of configurations have been seen 10 and 13 times respectively (Table 2).

Table 2. Incidence of two point errors in one chromosome.

Nuclei	Chromosomes	Total point errors	Two point errors in one chromosome	
			one in each arm	two in one arm
233	4194	682	10	13
			23	

This is less than half the expected figure on the basis of a Poisson distribution, assuming that any chromosome is affected independently of

Fig. 8. Diagram illustrating the origin of point errors at non-homologous loci through colling and overlapping chromatids at prophase and the consequences, as seen at anaphase.

After LA COUR and RUTISHAUSER (1953).

other chromosomes in the nucleus (Table 3). Possibly, the low incidence of two point error aberrations is related either to weak and incomplete reunion, or where breakage involves only a few strands. With two strengths of point errors on half the occasions one might expect the weaker to be nearest the centromere and thus readily torn apart at anaphase so as to escape detection.

Table 3. Observed incidence of point errors classified according to distribution per chromosome and expected values on a Poisson distribution.

Classes	Observed	Expected
0	3512	3545.48
1	659	595.95
2	23	50.08
3	0	2.49
4	0	

Variance = 0.16809

Mean = 0.111

$X^2 = 26.9650$: $df = 3$

$p = < 0.01$.

This view is attractive for another reason. At anaphase the bridges formed break mechanically at one or more points through anaphase stress. Often breakage is on both sides of the point of attachment, and occasionally in such cases the breakage points occur equidistant from the point of association. This implies a weakness at homologous loci. Indeed, they may well be loci weakened by a tearing apart in the way we have envisaged.

IV. Centromere Interference.

Evidence of interference by the centromere in regard to the position of pseudochiasmata induced by X-rays was found by REES (1952) in *Scilla campanulata* roots. He found distribution in long arms to be considerably in excess of that expected in direct proportion to arm length.

Centromere interference seems equally clear in our experiments. Only twice have point errors been found close to the centromere. The most exceptional case occurred in a non-homologous association involving the long arm of a nucleolar chromosome with a median chromosome arm (fig. 6b).

In *S. sibirica* endosperm it is too difficult to study distribution of point errors according to different lengths of arm. We have, however, estimated the interference distance for the 18μ long arm of the largest median chromosome from 20 examples, and for the 14μ long arm of the nucleolar chromosome from the total of 14 examples found. The mean distances were found to be approximately 10μ and 7μ for the respective arms.

No point errors have been found in the nucleolar chromosome short arm. This is scarcely surprising since the arm length including a 3μ nucleolar constriction is only 6μ and therefore less than the interference distance for the long arm. Here, however, interference from the nucleolar organiser cannot be overruled.

V. Discussion.

Point errors are found in root tips after treatment with various chemicals (DARLINGTON and KOLLER, 1947; ÖSTERGREN, 1948; LEVAN and TJO, 1948; LEVAN, 1949; D'AMATO, 1948 and 1950; AVANZI, 1950, amongst others). They also occasionally arise spontaneously, as for example, in *Scilla campanulata* roots (REES, 1952), in hybrid endosperm (BROCK, unpubl.) and in heterochromatic segments of *Trillium* after cold treatment (DARLINGTON and LA COUR, 1940).

High doses of X-rays produce physiological changes in mitotically active cells, and these are readily visible as shown by the effect of chromosome stickiness. After relatively low doses, however, and also with certain chemicals point errors can be distinguished from surface stickiness (DARLINGTON and LA COUR, 1945; LEVAN, 1949).

In the present experiments stickiness was negligible. Stickiness, therefore, can scarcely be responsible for the origin of point errors. This is made clear in another way which was also noted by LEVAN (1949). All point errors, excepting those of intrachromatid origin, lead to bridges. Only rarely, however, does the bridge break at the point of union, as it would do if the chromatids were held together merely by adhesion. On our view, separation at the point of union would arise either through incomplete reunion of broken ends, or with breakage involving but few strands.

Other theories have been suggested to explain the origin of point errors. DARLINGTON's (1949) interpretation involving two-plane splitting is discounted by the time of origin, which is clearly well after splitting has taken place. D'AMATO (1950) has proposed isochromatid breakage with union of the four broken ends at one point. This view is rendered unlikely, since it does not take into account the non-occurrence of free fragments which with whole chromatid breakage would sometimes be expected to occur. Nor does it explain the origin of terminal associations.

ÖSTERGREN and WAKONIG (1953) in a study of chemical induced pseudochiasmata in *Allium* roots have attempted to test the validity of sub-chromatid breakage by combining colchicine with coumarin treatment. They argued correctly that a sub-chromatid interchange should appear as a chromatid interchange in the next cell generation (tetraploid) if anaphase could be suppressed experimentally.

They did not obtain a positive result but their failure emphasises the difficulties in timing such an experiment. Only one chromatid interchange occurred in 32 tetraploid cells examined, whereas, other changes such as dicentrics, polycentrics and fragments were common. As polycentrics can derive only from union of centric fragments, it is clear that the cell population examined derived from cells affected at

the end of prophase. Breakage then, is of course of whole chromatids, and from X-ray evidence (SPARROW, 1951, and HAQUE, 1952) not detectable until the next mitotic cycle, *viz.* no detectable effects appear in the immediate metaphase and anaphase.

As a result of this experiment ÖSTERGREN and WAKONIG assume that pseudochiasmata arise by daughter chromatid interchange following isochromatid breakage; the interchanges being masked by the "matrix". To explain the absence of free fragments, broken ends not undergoing recombination are assumed to become attached by "matrix" alone.

Recently acquired histochemical knowledge concerning the relationship between heterochromatin and so-called "matrix" is against this view (LA COUR and CHAYEN, unpubl.). Pseudochiasmata can arise in heterochromatic segments after cold treatment. It is significant, that they occur in the absence of free fragments, and under conditions, where histochemically it can be shown that the skeletal protein lacks any nucleoprotein cover which could be interpreted as "matrix".

NEBEL (1937) and MARSHAK (1939) have used X-rays in attempts to provide information on chromosome structure but without, in our opinion, providing decisive evidence of sub-chromatid breakage. SWANSON (1947) has, however, given an interpretation similar to ours to explain what can now be considered as point error aberrations in a metaphase state. They were found in spindle suppressed pollen-tube mitosis following irradiation of the generative nuclei. Again it must be noted with treatment of a prophase state.

SLIZYNSKI (1950) obtained evidence of partial chromatid breakage following irradiation of salivary gland nuclei in an embryonic state. This study can likewise be considered compatible with our own, on the view that a salivary gland chromosome is simply a mitotic chromosome in an inflated and diffuse protracted prophase state. A view that conforms with the histochemical studies mentioned earlier.

Point error type of configurations have been seen with treatment of meiosis. Analysis of induced changes at meiosis is, however, complicated both by the process and results of crossing-over. The kind of changes to be expected have been classified by DARLINGTON and LA COUR (1952).

For example, we see that pseudochiasmata would be indistinguishable from configurations appearing at first anaphase which might arise from the induction of inverted crossing-over. That pseudochiasmata can arise also through a process of two-plane splitting can now be dismissed.

Proof of sub-chromatid breakage is provided by a configuration figured by HAQUE (1952) and which occurred at second anaphase. It arose after irradiation of diakinesis. Nevertheless, there was no evidence

that this type of breakage regularly arises with irradiation at this stage. CROUSE (1954) on the other hand, claims that half-chromatid breakage regularly occurs at meiosis in *Lilium longiflorum* with treatment of metaphase. Although slight timing differences between mitosis and meiosis might be expected her claim is inconsistent with the results obtained by SPARROW and HAQUE. Moreover, we are doubtful of the claim by CROUSE that all the pollen-mother-cells in her material were synchronized within all anthers of a bud. This is far from our experience with other lilies.

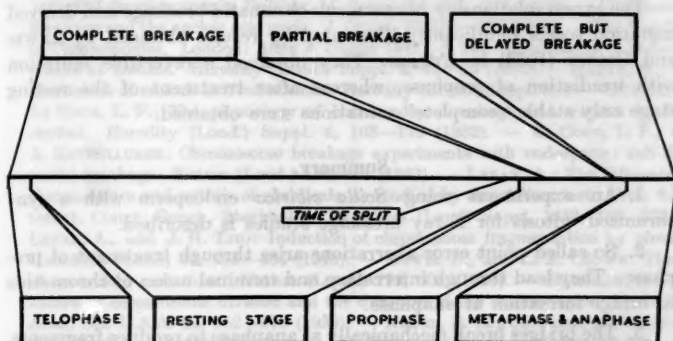


Fig. 10. Illustration of breakage effects at different parts of the mitotic cycle. The scaling is arbitrary and based on a two day mitotic cycle.

How best can we reconcile our interpretation of these point errors with the fact that they appear only when radiation is applied at a particular stage of prophase and that at all other stages, radiation gives complete breakage? (See fig. 10). The problem seems readily resolvable if we assume that sub-chromatid breakage only regularly occurs when the chromosome is in a diffuse state, viz., when half-chromatids and smaller sub units, *monids* to use DARLINGTON's term, are separated. Whereas, in a compact state, at all other parts of the mitotic cycle, complete breakage would be the general rule. We suggest that the diffuse state coincides with the period of reproduction. This implies that reproduction of the new gene string is at prophase and follows the splitting of the previous products of reproduction at the end of interphase.

We do not deny the probability of partial chromatid breakage at other times. We emphasise, however, that normally, the chromatid behaves functionally as a single unit, as is evident from the behaviour of broken ends incorporated in a telophase nucleus (LA COUR, 1952).

The changing activity of the centromere in interfering with breakage at prophase, and indeed of crossing-over at meiosis, but not of breakage in the resting nucleus is a manifestation of a sequence in gene activity. It provides further evidence for the growing belief that breakage by ionizing radiation arises by the indirect path of chemical change.

Cells with point errors will generally die through loss of chromosome material by bridge formation and consequent fragmentation. On the other hand, cells with only intrachromatid sub-chromatid breaks have the chance to survive and so provide chances for delayed mutation.

The causal relationship between sub-chromatid breakage and delayed mutation seems significantly illustrated by results obtained by LEWIS and CROWE (1953) in *Prunus*. They obtained a revertible mutation with irradiation of prophase, whereas after treatment of the resting stage only stable "complete" mutations were obtained.

Summary.

1. An experiment using *Scilla sibirica* endosperm with a synchronized mitosis for X-ray breakage studies is described.
2. So-called point error aberrations arise through treatment of prophase. They lead through intercalary and terminal union of chromatids to bridge formation at anaphase.
3. The bridges break mechanically at anaphase to produce fragments. Breakage, however, is seldom at the point of union.
4. After a dose of 54 r and temperature maintained at 18° C point errors appear in anaphases from 2–6¼ hours following irradiation. They increase in frequency with time.
5. Point errors are assumed to arise through breakage and reunion of sub-chromatids to give structures resembling meiotic chiasmata.
6. Associations at non-homologous loci arise through coiled and overlapping prophase chromatids. Thus, loop structures occur through intrachromatid union; whilst interchromatid union, between sisters or non-sisters, gives configurations with unequal arms distal to the point of union.
7. There is evidence of interference by the centromere, point errors therefore rarely occur in its vicinity.
8. The interpretation of sub-chromatid breakage in relation to chromosome structure and reproduction is briefly discussed.

Acknowledgments. We are indebted to Dr. D. LEWIS for statistical analysis, to Dr. K. S. DODDS for helpful criticism of the manuscript and to the Editors of Nature for permission to use Figures 3 and 8. One of us (RUTISHAUSER) is the recipient of a grant from the Swiss National Fund.

References.

- AVANZI, M. G.: Frequenza e tipi di aberrazioni cromosomiche indotte da alcuni derivati dell' α -naftalene. *Caryologia* (Pisa) **3**, 165—180 (1950). — CROUSE, H. V.: X-ray breakage of lily chromosomes at first meiotic metaphase. *Science* (Lancaster, Pa.) **119**, 485—487 (1954). — D'AMATO, F.: The chromosome breaking activity of chemicals as studied by the *Allium cepa* test. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli Suppl.* **22**, 1—16 (1950). — Further investigations on the mutagenic activity of acridines. *Caryologia* (Pisa) **4**, 388—413 (1952). — DARLINGTON, C. D.: The working units of heredity. *Hereditas* (Lund) Suppl. **1949**, 189—200. — DARLINGTON, C. D., and P. C. KOLLER: The chemical breakage of chromosomes. *Heredity* (Lond.) **1**, 187—221 (1947). — DARLINGTON, C. D., and L. F. LA COUR: Nucleic acid starvation of chromosomes in *Trillium*. *J. Genet.* **11**, 185—213 (1940). — Chromosome breakage and the nucleic acid cycle. *J. Genet.* **46**, 180—267 (1945). — The Handling of Chromosomes. London: Allen & Unwin 1947. — The classification of radiation effects at meiosis. *Heredity* (Lond.) Suppl. **6**, 41—55 (1952). — HAQUE, H.: The irradiation of meiosis in *Tradescantia*. *Heredity* (Lond.) Suppl. **6**, 57—75 (1952). — LA COUR, L. F.: The physiology of chromosome breakage and reunion in *Hyacinthus*. *Heredity* (Lond.) Suppl. **6**, 163—179 (1952). — LA COUR, L. F., and A. RUTISHAUSER: Chromosome breakage experiments with endosperm: sub-chromatid breakage. *Nature* (Lond.) **172**, 501 (1953). — LEVAN, A.: The influence on chromosomes and mitosis of chemicals, as studied by the *Allium* test. *Proc. 8. Internat. Congr. Genet.*, Stockholm. *Hereditas* (Lund) Suppl. **1949**, 325—333. — LEVAN, A., and J. H. TJIO: Induction of chromosome fragmentation by phenols. *Hereditas* (Lund) **34**, 453—484 (1948). — LEWIS, D., and L. K. CROWE: Theory of reversible mutations. *Nature* (Lond.) **172**, 501 (1953). — MARSHAK, A.: The nature of chromosome division and the duration of the nuclear cycle. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **25**, 502—510 (1939). — NEBEL, B. R.: Chromosome Structure. XII. Further radiation experiments with *Tradescantia*. *Amer. J. Bot.* **24**, 365—372 (1937). — ÖSTERGREN, G.: Chromosome bridges and breaks by coumarin. *Bot. Not. (Lund)* **4**, 376—380 (1948). — ÖSTERGREN, G., and T. WAKONIG: A sensitive period at the chromosome breaking activity of coumarin. *Proc. 9. Internat. Congr. Genet.* Bellagio (in the press). — REES, H.: Centromere control of chromosome splitting and breakage. *Heredity* (Lond.) Suppl. **6**, 235—245 (1952). — RUTISHAUSER, A., u. H. R. HUNZIKER: Untersuchungen über die Zytologie des Endosperms. *Arch. Klaus-Stiftg* **25**, 477—483 (1950). — SLIZYNSKI, B. M.: Partial breakage of salivary gland chromosomes. *Genetics* **35**, 279—287 (1950). — SPARROW, A. H.: Radiation sensitivity of cells during mitotic and meiotic cycles with emphasis on possible cytochemical changes. *Ann. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **51**, 1508—1540 (1951). — SWANSON, C. P.: X-ray and ultraviolet studies on pollen tube chromosomes. II. The quadripartite structure of the prophase chromosomes of *Tradescantia*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **33**, 229—232 (1947).

L. F. LA COUR, John Innes Horticultural Institution,
Bayfordbury, Hertford, Herts.

Dr. A. RUTISHAUSER, Schaffhausen (Schweiz).

Register.

Zusammengestellt von ROLAND DIETZ, Wilhelmshaven.

(Seitenzahlen in Fettdruck bei Autorennamen verweisen auf die Originalarbeiten.)

- Acanthocephala* 214.
Acanthops falcata 79, 84, 85.
 —, Chromosomenzahl 84, 85.
 — *godmani* 85.
Acholla 689.
Acontiothespinae 82—84.
Acontiothespis cordillera vitrea 84.
 — *multicolor* 79, 83, 84.
Acroschismus wheeleri 224.
Aethalacroa 89.
 AFIFY, A. 556.
Agapanthus umbellatus, Chromosomenfeld 355—370.
 —, Chromosomengradient 330—370.
 —, Zeitpunkt der Teilung verschiedener Chromosomenabschnitte 33—44.
Agave 617.
 AGERSBORG, H. P. K. 421, 468.
Agropyrum-Elymus-Bastarde, Fragment- und Brückenbildung 325.
Aizoaceae 139.
 ALBERT 202.
 ALFERT, M. 149, 161, 164, 201, 518, 535, 661, 684, 692.
Allium cepa 41, 45—60, 149—169, 705.
 —, DNS-Gehalt der Kerne in Wurzelspitzenmitosen 149—169.
 —, Mitoseveränderung nach Behandlung mit Benzimidazol und 5-Aminourazil 45—60.
 Allopolyploidie s. Polyploidie.
Aloe 617.
Alopecurus myosuroides 326.
 ALVERDES, F. 210.
 AMMA, K. 390.
 5-Aminourazil, Einfluß auf die Mitosehäufigkeit 45—60, 162.
 Anaphase 230.
 —, abweichende 405—408, 416.
 —, Chromosomenbewegung durch fermentativen Abbau der Chromosomenfasern 225, 230.
 ANGEL, P. 657.
Anilocra physodes 28.
Anisobasis maritima 223.
 ANKEL, W. E. 421.
 ANSLEY, H. R. 656—694 (Alternative pathways of meiosis in *Scutigera foriceps*).
 Antephase 162, 227.
Anthozanthum aristatum 363.
Antirrhinum majus 612, 613.
Aphodius ater 8, 23.
 — *depressus* 8, 23.
 — *fimetarius* 1—32.
 — *foetens* 1—32.
 — *fossor* 8, 23.
 — *haemorrhoidalis* 8, 23.
 —, Kernbau der somatischen Hodenzellen 1—32.
 — *merdarius* 8, 23.
 — *rufus* 8.
Apis mellifica, DNS-Gehalt verschiedener Gewebe von Königinnen, Arbeitern und Drohnen 522—538.
Artemia salina 214.
Arvelius 535, 690.
 ARVIDSON, H. 46.
Ascaris canis 194.
 — *lumbricoides* 194.
 — *megaloccephala* 220.
 —, Oogenese 175—198.
 Asynapsis bei *Scutigera* 673, 688—694.
Atropa 619—621.
 — *belladonna* 581, 585, 586, 590, 591, 603, 608, 621.
 Attached-X von *Drosophila*, röntgeninduzierte Trennung 371—380.
 ATWOOD, S. S. 110.
 Autopolyploidie s. Polyploidie.
 Autoradiographie 489—521.
 AVANZI, M. G. 135, 696, 705.
 BABCOCK, E. B. 617, 618.
Balsaminaceae 600.
 BARBER, H. N. 443.
Barbulanympha 223, 230, 676.
 BARNETT, R. 227.

- BARNUM, C. P. 513.
 BARTON, D. W. 355, 545, 556.
Barynotus moerens 634, 654.
 — *obscurus* 634, 645.
Batophora 228.
 BAUER, H. 166, 201, 220, 230, 390, 398, 407, 413, 414.
 BAYLOR, M. R. B. 62.
 BAYREUTHER, K. 214, 230.
 B-Chromosomen (s. a. Chromosomen, überzählige), Non-Disjunktion 42.
 BEADLE, G. W. 326.
 BEAMS, H. W. 197.
 BEEBE, W. 79, 89.
 BEERMANN, W. 367, 381—396 (Weibliche Heterogametrie bei Copepoden), 397.
 BĚLAŠ, K. 227, 416.
Bellevalia 617.
 BELLING, J. 341, 342, 350, 355.
 BENDICH, A. 46, 214.
 BENMOSCHE, M. 62.
 BENNETT, L. L. 46, 54.
 Benzimidazol, Einfluß auf Mitosehäufigkeit 45—60, 162.
 BERGER, C. A. 29.
 BERGSTROM, S. 46.
 BERN, H. A. 535.
 BERNAL, J. 222.
 BIESELE, J. J. 535.
 Biseriale Anordnung s. Distanzpaarung.
 BISSINGER, B. 113.
 BJÖRNESJÖ, K. 221.
Blabera fusca 27.
 BLANKERTZ, R. 175, 176, 185, 191.
 BLOCH 160.
Blumenbachia 19.
 BOCQUET, CH. 381, 390, 394, 397, 443, 470, 474.
 BOIVIN, A. 115, 124, 677, 693.
 BOLLE, L. 612, 613.
 BONNEVIE, K. 192, 194.
 BONNIER, G. 352.
 BOOST, C. 266.
 BORRÁGAN-PASTOR, J. 110.
 BOSEMARK, N. O. 42, 363.
 BOUIN, P. 656—659, 673, 676.
 BOVERI, TH. 194, 195.
 BOVEY, R. 443.
 BOYES, J. W. 479—488 (B. and SLATIS: A biometrical study of the chromosomes of *Hylemya*).
 BRABEC, F. 135—141 (Polysomatie in der Wurzel von *Bryonia*).
 BRACHET, J. 200, 204, 220, 224, 225.
Brachyderinae 627, 628, 652.
 BRAUER, I. 116.
 BRAUN, H. 381, 390—392.
 BRETSCHNEIDER, L. H. 62.
 BREUER, M. E. 366.
 BRIERLY, P. 326.
Bromus-Artbastarde, Brücken- und Fragmentbildung 324, 325, 327.
Browallia grandiflora 596, 597.
 BROWN, G. B. 46.
 BROWN, S. W. 355, 545.
 Brücken s. Chromatidenbrücken, Subchromatidenbrücken.
 BRUES, A. M. 513.
Brunfelsia 619.
 — *macrophylla* 596, 597.
 BRYAN, J. H. D. 125, 126, 517.
Bryonia alba 135—141.
 — *dioica* 135—141.
 —, Polyploidie in der Wurzel 135—141.
 — *verrucosa* 135—141.
 — —, Chromosomenzahl 136.
 — —, Kinetochorentrennung in der Endomitose 138—140.
 BULLOUGH, W. S. 125, 162, 227, 518.
 BURLA, H. 472.
Calanus finmarchicus 395.
 CALLAN, H. G. 28, 110, 266, 267, 270.
Callimantis 80.
Campanula 110, 296.
Capsicum 619.
 — *callvill* 596.
 — *nigrum* 596.
 CARLSON, G. 208.
 CASON, J. 202.
 CASPERSSON, T. 74, 115, 116, 125, 149, 158, 213, 221, 365, 524.
 CATCHESIDE, D. G. 238, 260, 261, 282, 293, 301.
Cecidomyiidae 197.
 Centromeren s. Kinetochoren.
Centropages typicus 392.
 Centrosom, chemische Zusammensetzung bei *Cyclops* 202.
 — als Gerinnungszentrum 203.
 — und Spindelbildung 203.
 — und Geschlechtschromosomenbewegung 403, 404.

- CERTAIN, PH. 397.
Cestreae 619.
Cestrum 581—583, 586, 599, 619—621.
— *elegans* 582.
— *hartwegii* 581, 582.
Chaetopterus 205.
CHAMBERLIN, R. V. 659.
CHARGAFF, E. 62.
CHAYEN 706.
Chiasmafrequenz bei *Oenothera* 91—114,
237—276, 277—300, 301—313.
— — in Bivalenten und Chromosomen-
ringen 237—276, 282—300, 301
bis 313.
— — und Chromosomenlänge 265.
— — in individuellen Chromosomen-
schenkeln 263, 311, 312.
— — in den Chromosomenschenkeln
von Viererringen 253.
— — von Zwölferringen 305—309.
— — und endogener Faktor 109—112.
— — und exogene Faktoren 289—300.
— —, interchromosomale Beziehung 256.
— — innerhalb einer Pflanze 91—114.
Chiasmata (s. a. Chiasmafrequenz, Inter-
ferenz, Meiose) und Crossing-over
271—273, 294.
— und Distanzpaarung 395.
— bei *Ectocyclops* 394, 395.
—, interstitielle, bei *Oenothera* 277—300.
—, terminalisierte, bei *Oenothera* 91—114,
237—276, 301—313.
—, Unterschied zwischen homo- und
heterogametischem Geschlecht 394,
395.
Chilodonella 161.
Chironomus tentans 366.
CHOPARD, L. 88.
Chromatiden (s. a. Sub-Chromatiden).
Chromatidenbrücken bei *Secale*- und *Tri-*
ticum-Agropyrum-Bastarden 317 bis
319, 321, 322, 325.
Chromatidenteilung bei *Agapanthus* 33
bis 44.
Chromatin s. a. DNS.
Chromatindiminution bei *Parascaris* 192
bis 195.
Chromatingrana s. DNS-Grana.
Chromocentren bei *Aphodius* 1—32.
— —, Bildung 21.
— — und Polyploidiegrad 18—30.
— —, proximale 24—30.
Chromomeren bei *Agapanthus* 330—370.
— bei *Notodromas* 400, 401.
— bei *Solanaceae* 539—626.
Chromomerengröße s. Chromosomen-
gradient.
Chromosomenbewegung, Hypothese 219
bis 230.
Chromosomendimorphismus bei *Purpurea*
419—478.
— —, chromosomale Struktur der Popu-
lation 448—466.
— —, cytogenetische Beziehungen zwi-
schen den numerischen Formen
445—448.
Chromosomenelimination von Isochromo-
somen bei *Secale* 142, 143.
Chromosomenenden und Chromosomen-
feld 362.
— und Chromosomengradient 356, 357.
Chromosomenfeld bei *Agapanthus* 355 bis
369.
Chromosomengradient bei *Agapanthus*
330—369.
— bei *Solanum*-Arten 576, 588.
Chromosomen-Klebrigkeit bei *Secale*- und
Triticum-Agropyrum-Bastarden 316,
317, 321, 326.
Chromosomenkontraktion 346—350.
—, Einfluß des Kernsaftes 210.
—, Differenzen in Gonomenkernen von
Cyclops 204, 210—212.
—, Überspiralisierung bei *Secale*- und *Tri-*
ticum-Agropyrum-Bastarden 317, 326.
Chromosomenlänge, Differenz identischer
Chromosomen 669, 670.
— im Makro- und Mikrotetis bei *Scuti-*
gera 676, 677.
—, Veränderung in der Evolution 609 bis
611
Chromosomenpaarung, Ausfall bei *Scuti-*
gera 673, 688—694.
— inhomologer Chromosomenabschnitte
bei *Oenothera* 260.
— bei Isochromosomen von *Secale* 144
bis 146.
Chromosomenreduktion s. Meiose.
Chromosomenspiralisation s. Chromo-
somenkontraktion.
Chromosomenstruktur (s. a. Pachytän-
strukturanalyse, Riesenchromo-
somen), achromatische Einschnürun-
gen 317, 326.

- Chromosomenstruktur, Beeinflussung durch 5-Aminourazil 48.
 —, Überspiralisierung 317, 326.
 Chromosomenteilung (s. a. DNS-Verdoppelung), intrachromosomale Asynchrone bei *Agapanthus* 33—44.
 Chromosomen, überzählige, bei *Secale* 142—148.
 Chromosomenzahl und Systematik bei Copepoden 391—394.
Chthalamus stellatus 421.
Cichorieae 617.
Citrullus 135.
 CLARK, G. L. 62.
 CLERMONT, Y. 62.
 CLEVELAND, L. R. 223, 230, 676.
Clupea harengus 220.
 COHN, W. E. 513.
 Colchicin und Spindelsubstanzen 206 bis 212.
 COLEMAN, L. C. 177.
 COLTON, H. S. 468.
Contracaecum 689.
 COOKE, A. H. 421, 468, 469.
 COOPER, D. C. 87, 518, 689.
Cosmocera 197.
 CRAMPTON, CH. 221.
 CRANE, J. 79, 89.
Crepis 617, 618.
 Crossing-over und Chiasmabildung 271 bis 273, 294.
 — und Chromosomenfeld 362.
 — im homogametischen und heterogametischen Geschlecht 394, 395.
 CROUSE, H. V. 707.
 CROWE, L. K. 708.
Cucumis 135.
Cucurbita 135.
Cucurbitaceae 135.
Culex pipiens 22, 29.
 DA CUNHA, A. B. 472.
Curculionidae, Arten mit bisexuellen und parthenogenetischen Rassen 637—639.
 —, Bisexualität und Diploidie 628.
 —, diploide bisexuelle Arten und Rassen 630.
 —, Parthenogenese und Polyploidie 627, 628, 630—653.
 —, parthenogenetische Arten mit verschiedenen polyploiden Rassen 639—642.
 —, pentaploide parthenogenetische Art 637.
Curculionidae, tetraploide parthenogenetische Arten und Rassen 637.
 —, triploide parthenogenetische Arten und Rassen 630—637.
 —, Verbreitung bisexueller und parthenogenetischer Rassen 645—653.
Cyclopyris globosa, Chromosomenzahl 413.
 — *ovum* 398, 413.
Cyclops americanus 205.
 — *robustus* 392.
 — *strenuus* 199—236, 382.
 —, DNS-Grana 212—219, 226.
 —, Differenz der Chromosomenkontraktion in Gonomenkernen 204, 210—212.
 —, Spindelbildung, stoffliche Zusammenhänge 202—212.
 — *vernalis* 392.
 — *viridis* 392.
Cyphomandra 619.
 DALL, W. H. 421, 468, 469.
 D'AMATO, F. 135, 162, 705.
 DANIELLI, J. 222.
 DAOUST, R. 513.
 DARLINGTON, C. D. 26, 33, 125, 129, 135, 164, 197, 229, 267, 278, 282, 293, 295, 316, 323, 326, 327, 341, 343, 355, 356, 363, 365, 367, 611, 696, 698, 705—707.
Datura 619, 621.
 — *suaveolens* 591, 594, 595.
 DAVIDSON, J. N. 124, 221.
 DELAUNAY, L. 617.
 Desoxyribonucleinsäure s. DNS.
 DEWEY, V. C. 45, 52, 54.
 DEYSSON, M. 58.
Diaptomus castor 393, 395.
 DIETZ, R. 390, 397—418 (Multiple Geschlechtschromosomen bei *Notodromas nonacha*).
Digitalis purpurea 612.
 Diminution bei *Parascaris* 192—195.
Discocephalini 689.
 Distanzpaarung bei *Ectocyclops* 383—385, 391, 395.
 DI STEFANO, H. S. 57, 63, 166, 201.
 DNS, Fraktionen 515.
 — Gehalt im *Allium*-Wurzeleristem 149—169.
 —, Behandlung mit 5-Aminourazil und Benzimidazol 52—60.

- DNS-Gehalt bei *Apis* in verschiedenen Geweben von Königinnen, Arbeiterinnen und Drohnen 522—538.
 — — und Fertilität menschlicher Spermien 61—78.
 — — und Kernvolumen 123, 130—132, 159, 161, 207, 531, 534.
 — — in der Mikrogametogenese von *Lilium* 489—521.
 — — in der Spermatogenese von *Scutigera* 677—694.
 — — im *Vicia*-Wurzelmeristem 115 bis 134.
 DNS-Grana bei *Cyclops*, Entstehung 212 bis 214.
 — —, Verhalten während der Mitose 214 bis 219, 226.
 DNS/Histon-Verhältnis und Chromosomenpaarung 690—694.
 — und Heteropyknose 693.
 DNS-Konstanz pro Genom 162, 517, 677.
 DNS-Synthese 515.
 —, Beeinflussung durch 5-Aminourazil Benzimidazol 45—60.
 — und Differenzierungsleistung des Zellkerns 127.
 DNS-Verdoppelung und Genreproduktion 159.
 — und Phosphoraufnahme 489—521, 514.
 — und Teilungsauslösung 56, 128, 162.
 —, Zeitpunkt der Verdoppelung 52—54, 121, 122, 125, 158, 508—513, 518, 680.
 DOBZHANSKY, TH. 367, 467, 472, 473.
Drosera 213.
Drosophila 29, 30, 362, 365, 414, 601.
Drosophila immigrans, Riesenchromosomen 170—174.
 — *melanogaster* 20, 367.
 — —, attached-X, röntgeninduzierte Trennung 371—380.
 — *persimilis* 367.
 — *pseudobscura* 367.
 DUNCAN, R. E. 45—60 (D. and Woods: Some cytological aspects of antagonism in synthesis of nucleic acid.), 162.
 DUSTIN, P. 224.
Dytiscus 214.
 DZIERZON, J. 522.
 EAKIN, R. E. 54.
Ectocyclops phaleratus 384, 387, 390, 392.
Ectocyclops strenzkei 397.
 — —, Chromosomensatz 382, 383.
 — —, Distanzpaarung 383—385.
 — —, weibliche Heterogametrie 381 bis 396.
 — —, Oogenese 383—388.
 — —, Spermatogenese 388, 389.
 EINARSON, L. 201.
 EISA, E. 227.
 ELFTMANN, H. 62.
 ELIASSON, N. A. 46.
 Elimination s. Chromosomenelimination.
 ELION, G. B. 45, 46.
 EMMENS, C. W. 172.
Empusinae 88.
 EMSWELLER, S. L. 326.
 Endbindung s. Chiasmata, terminalisierte.
 Endchiasmen s. Chiasmata, terminalisierte.
 Endomitose (s. a. Polyploidie) bei *Bryonia* 135—141.
 —, Zeitpunkt der Kinetochorentrennung 138—140.
 ENGLE, E. T. 62, 73.
Epaphroditinae 79, 84, 85.
 EPLING, C. 367.
 ERICKSON, R. O. 489, 502.
 ERNST, H. 271, 278.
 ERVIN, C. D. 135, 138, 139.
Euchlaena 25.
 — *perennis* 355, 358.
 Euchromatin, strukturelle Modifikationen 586.
Eucyclopinae 391.
Eucyclops prasinus 390, 392.
 — *serrulatus* 391.
Eusomus ovulum 645.
 EVANS, A. T. 367.
 Evolution (s. a. Systematik) und Chromosomenfeld 367.
 Faktorenaustausch s. Crossing-over.
 FALCO, E. A. 45, 46.
 FANKUEHN, I. 222.
 FAUTREZ-FIRLEYN, N. 214.
 FERNANDES, A. 548.
 Fertilität und DNS-Gehalt menschlicher Spermien 61—78.
Festuca pratensis 363.
 FEYTAUD, M. J. 633.
 FIALA, Y. 377.

- FISCHER-PIETTE 421.
 FISHER, R. B. 290.
 FLOVİK, K. 653.
 FOGG, L. C. 195.
Forficula 266.
 Fragmentation bei *Secale*- und *Triticum-Agropyrum*-Bastarden 314, 317—319, 321, 325.
 —, strahleninduzierte, bei *Scilla* 698, 704.
 FRIEDLAENDER, M. H. G. 62.
 FRIEDRICH-FREKSA, H. 221.
Fritillaria 343, 344, 354, 357.
 Furchungsmitosen bei *Cyclops strenuus* 202—219.
 — bei *Parascaris equorum* 193—195.
 FURST 46.
Galanthus 548.
Gasteria 617.
 GATES, R. R. 278, 293.
 GAUL, H. 314—329 (Meiotische Fragment- und Brückenbildung der Bastarde *Secale* und *Triticum* \times *Agropyrum*).
 GAULDEN, M. 208.
 GAY, H. 491.
Gazania rigens 354, 356.
 GEITLER, L. 1, 3, 4, 17, 20, 27, 28, 137, 138, 535, 542, 688.
 GENTILE, D. P. 61—78 (LEUCHTENBERGER, SCHRADER, WEIR, and G.: DNA content in spermatozoa of fertile and infertile human males).
Geotrupes stercorarius 25.
Gerris lateralis 1, 535.
 Geschlechtschromosomen, abweichende Bewegungsmodi 82, 83, 85, 385, 387, 403, 408—411, 415, 416.
 — bei *Ectocyclops strenuus* 381—396.
 —, multiple, bei Mantiden 85—89.
 —, —, bei Ostracoden 397—418.
 — bei *Scutigera forceps* 668, 669.
 GESCHWIND, I. 681, 684, 692.
Gesneriaceae 600.
 GHOSH, D. 62.
 GIARDINA, A. 214.
 GIGLIO-TOS, E. 79, 88.
Godetia 295.
 GOLDSCHMIDT, E. 27, 88, 176, 177, 197, 361, 364.
 GOLDSTEIN, M. 75.
 Gonomerie bei Cyclopiden 204, 382.
 GOODRICH, H. B. 689.
 GOTTSCHALK, W. 355, 539—626 (Chromosomenstruktur der Solanaceen).
 GRAFL, I. 20.
Gramineae 600.
 Grana, DNS-haltige, bei *Cyclops*, Entstehung 212—214.
 — — Verhalten während der Mitose 214 bis 219.
 GRELL, M. 22, 29.
 GRIFFEN, A. B. 172, 362.
 GRUN, P. 110—112.
 GRUNDMANN, E. 115—134 (G. und MARQUARDT: DNS-Gehalt und Größe der Kerne im Wurzelmeristem von *Vicia faba*).
Gryllotalpa gryllotalpa 420, 470.
 GÜNTHER, T. 214.
Habropogon 25.
 HADIDIAN, Z. 62.
 HAECKER, V. 210, 392.
 HAKANSSON, A. 42, 278, 280, 293, 295, 363.
 HALDANE, J. B. 394.
 HÄMMERLING, J. 213.
 HAMMERSTEN, E. 46.
 HANNAH, A. 601.
 HAQUE, H. 699, 706, 707.
 HARDING, W. M. 54.
 HARTE, C. 91—114 (Häufigkeit der Endchiasmen bei *Oenothera*-Bastarden mit einem Viererring), 237—276 (Verteilung der Endchiasmen auf Ring- und Bivalentchromosomen in *Oenothera*-Bastarden mit einem Viererring.), 278, 294, 301—313 (Verteilung der Endchiasmen auf Ring- und Bivalentchromosomen bei *Oenothera albicans stringens*).
 HASELWAETER, A. 286.
 HASHIM, S. A. 167.
 HAUROWITZ, F. 221.
 HAUSCHKA, T. S. 74.
Haworthia 617.
 HAYDEN, M. 26.
 HEBERER, G. 210, 381, 388, 392, 393, 395.
 HECHTER, O. 62.
 HEITZ, E. 4, 27, 197, 356.
Helix aspersa 213.
Helleborae 617.
 HELWIG, E. R. 447.

- HENLE, G. 62.
 HERLA, V. 194.
Hersilia apodiformis 393, 395.
 HERTWIG, G. 132.
 Heterochromasiezahl 544, 599.
 Heterochromatie, äquilocale 356.
 —, proximale, bei *Aphodius* 24—30.
 Heterochromatin, Diminution bei *Parascaris* 194—198.
 — und Genaktivität 601.
 — und Matrix 706.
 —, Verhältnis zum Euchromatin bei verschiedenen *Solanum*-Arten 576, 577, 598—609.
 Heterochromosomen s. Geschlechtschromosomen.
Heterocope weismanni 388.
Heterocypris incongruens 398, 414, 415.
 Heterogametrie und Faktorenaustausch 394, 395.
 — bei *Ectocyclops strenzkei* 381—396.
 —, weibliche, Vorkommen 389—395.
 Heterogenitätsgrad von Populationen 450—455.
 Heteropyknose (s. a. Heterochromatin, Histon) der Geschlechtschromosomen bei *Ectocyclops* 383.
 — — bei *Notodromas* 401, 402, 415.
 Heterozygotie, strukturelle, bei *Purpura lapillus* 427—448.
 HEUTS, M. J. 467.
 HEVESY, G. 513.
 HILL, H. D. 110.
 HILLARY, B. B. 166.
 HIMES, M. 54.
 HINTON, T. 367.
 Histon/DNS-Verhältnis bei *Scutigera* und Chromosomenpaarung 690—693.
 — — und Heteropyknose 693.
 —, Zeitpunkt der Verdoppelung bei *Scutigera* 681—694.
 HITCHINGS, G. H. 45, 46, 52, 54, 55.
 HODGE, A. J. 62.
 HOFFMANN, A. 277—300 (Interstitielle Chiasmen bei *Oenothera*).
 HOLDHAUS, K. 650.
 HOLZER, K. 135, 139.
 HORION, A. 647.
 HOTCHKISS, R. S. 61, 63, 201.
 HOWARD, A. 125, 126, 159, 227, 489, 514, 517.
 Hsu, T. C. 74—76, 659.
 HUGHES, A. 54, 55, 58, 222, 227.
 HUGHES-SCHRADER, S. 79—90 (Cytotaxonomy of mantids) 224, 413, 443, 522, 689.
Humbertiella 83.
 HUMPHREY, L. M. 556.
 HUNZIKER, H. R. 697.
 HUSEBY, R. A. 513.
 HUSKINS, C. L. 163.
 HUSTED, L. 689.
 HYDÉN, H. 213.
Hylemya antiqua, Karyotypus 479—488.
 — *fugax*, Karyotypus 479—488.
Hyoscyamus 619—621.
 — *niger* 586, 589—592, 601, 621.
 IHM, P. 280.
Impatiens balsamina 612.
 INAMDAR, N. B. 443.
 INGLESANT, H. 536.
 INOUE, S. 205, 221, 222.
 Insertionsstelle s. Kinetochor.
 Interferenz 265—267.
 —, interchromosomale 267, 310.
 — über das Kinetochor 265, 309.
 — bei Subchromatidbrüchen 704.
 Interphase 227.
 —, DNS-Gehalt der Chromosomen 159.
 —, Chemie des Kernsaftes 204.
Iris 139.
 Isochromosomen bei *Secale* 142—148.
 — —, Elimination in Meiose 142, 143.
 — —, Entstehung 146, 147.
 — —, Paarung 144, 146.
 ITERSON, W. VAN 62.
 IVES, P. T. 367.
 JACOB, J. 131.
 JACOBSON, W. 55, 212.
Jaera marina 390, 394, 397, 470.
 JAHN, E. 628, 630, 631, 639, 647.
 JAFHA, B. 96, 238, 260, 261, 280, 287 bis 289, 297, 301.
 JENKINS, J. A. 617, 618.
 JOHANNSEN, D. A. 135.
 JOHNSON, M. 162, 227.
 JOHNSON, H. 316, 326.
 JONES, H. A. 326.
 JONES, M. J. 54.
 JORDAN, D. 221.
Juanulloa 619, 620.
 — *aurantiaca* 596, 620.

- KAMEN, M. D. 201.
- KATTERMANN, G. 316.
- KAUFMANN, B. P. 129, 201, 212, 365, 371, 491.
- Kernsaft, propharische Stoffänderungen 203, 204.
- Kernstruktur und Chromocentren bei *Aphodius* 23, 24.
- Kernvolumenklassen und DNS-Gehalt 159, 161, 531, 534.
- bei *Apis* in verschiedenen Geweben von Königinnen, Arbeitern und Drohnen 525—527, 534.
- KERR, W. E. 365.
- KIDDER, G. W. 45, 52, 54.
- KIHARA, H. 316, 325.
- KIHLMAN, B. 58.
- KIKKAWA, H. 266.
- Kinetochoer, chemischer Aufbau 205.
- und Chromosomengradient 356.
- Interferenz bei Pseudochiasmen 704.
- , Zeitpunkt der Verdoppelung bei *Agapanthus* 36.
- KING, C. G. 54.
- KING, R. L. 197.
- KISCH, R. 278, 285.
- KLEIN, E. 74.
- KLEIN, G. 74.
- KLINGSTEDT, H. 326.
- Kniphofia* 617.
- *aloides* 354.
- Knob formation und Chromosomengradient 357, 358.
- bei *Secale cereale* 330, 331, 354.
- bei *Solanaceae* 589, 590, 592, 594.
- KOLLER, P. C. 327, 705.
- Komplexheterozygotie bei *Diaptomus castor* 393.
- bei *Oenothera* 91—114, 237—276, 277 bis 300, 301—313.
- , Ausnahmekonfigurationen 259.
- KORNHAUSER, S. J. 393.
- KORSON, R. 535.
- KOSHUCHOW, Z. A. 135, 138.
- KOSLOV, V. E. 42.
- KOSSEL, A. 692.
- KOSSIKOV, R. V. 362.
- KRANTZ, H. 535.
- KUHL, W. 207.
- KURNICK, N. 201.
- KUSHNIR, T. 420, 470.
- KUTSCHERA, G. 371—380 (Strahleninduzierte Trennung des attached-X-Verbandes bei *Drosophila melanogaster*).
- KUWADA, Y. 115, 129.
- LA COUR, L. F. 135, 164, 326, 696—709 (L. C. and RUTISHAUSER: Sub-chromatid breakage in endosperm of *Scilla sibirica*).
- Lactobacillus casei* 45.
- LAGERSTEDT, S. 201.
- LAIRD, A. K. 535.
- LAMM, R. 267, 569, 611.
- LAMPEN, J. O. 54.
- LANGLET, O. 135.
- LARDY, H. A. 62.
- Lathyrus* 617.
- LAUBER, H. 19, 28.
- LAURITZEN, M. 271, 278.
- LAWRENCE, W. 611.
- LEBLOND, C. P. 62, 202, 513, 514.
- LE CALVEZ, J. 170—174 (Carte cytologique des chromosomes géants des glandes salivaires de *Drosophila immigrans*.), 397.
- LECOINTRE, G. 471.
- LEHMANN, F. 206.
- LESLEY, W. 555.
- LESLIE, I. 124.
- LESSLER, M. A. 229.
- LETTRE, H. 206, 225.
- LEUCHTENBERGER, C. 54, 61—78(L., SCHRADER, WEIR and GENTILE: DNA content in spermatozoa of fertile and infertile human males) 124, 125, 132, 201, 213, 214, 517, 518, 535, 688, 690.
- LEUCHTENBERGER, R. 62, 74.
- LEVAN, A. 26, 74, 265, 316, 324, 326, 331, 698, 705.
- LEVITAN, M. 467.
- LEWIS, D. 708.
- LEWIS, E. B. 365.
- LEWITZKY, S. A. 617.
- Liliaceae* 600.
- LILIENFELD, F. 316.
- Lilium* 355.
- *longiflorum*, DNS in Mikrogametogenese 489—521.
- LILJEFORS, A. 317, 326.
- LILLIE, R. 201.
- LILLIE, R. S. 229.

- LIMA-DE-FARIA, A. 33—44 (The regions of special cycle of division of *Agapanthus* chromosomes), 142—148 (MÜNTZING and L.: Pairing and transmission of a small iso-chromosome in rye), 330—370 (Chromosome gradient and chromosome field in *Agapanthus*), 543, 588, 590.
- LIN, T. P. 175—198 (Oogenesis and diminution in *Parascaris equorum*).
- LINDEGREEN, C. 201.
- LINDROTH, C. H. 650.
- LINNERT, G. 96, 272, 278, 289, 290, 296, 612, 613.
- LISON, L. 116, 125, 127, 128, 149, 160, 200, 213, 227, 517, 525.
- LONG, M. E. 62.
- LONGLEY, A. E. 25, 355, 358.
- LOREZ, A. P. 29.
- LÖVE, A. 653.
- LÖVE, D. 653.
- Loza 689.
- LÜCK, H. 203.
- LUDWIG, W. 265.
- LUND, H. Z. 75.
- LUNDEGÅRDH, H. 115.
- Lupinus polyphyllus* 27.
- Lycium* 619.
- *halimifolium* 596.
- MACLEOD, J. 62, 73.
- MACOMBER, D. 61.
- Macrocylops albidus* 391.
- *distinctus* 390, 391.
- *fuscus* 391.
- MADLE, H. 24.
- MAINX, F. 371.
- Makea* 619.
- MAKINO, S. 4, 29, 390, 397, 658.
- Makrospmatogenese bei *Scutigera* 667 bis 673.
- Mandragora* 619.
- MANIER, J.-F. 658.
- Manteinae* 86, 89.
- Mantidae* 79—90.
- MARKHAM, R. 221.
- MARQUARDT, H. 96, 112, 115—134 (GRUND-MANN und M.: DNS-Gehalt und Größe der Kerne im Wurzelmeristem von *Vicia faba*), 238, 260, 264, 265, 269, 278, 280, 282, 286, 287, 293, 297, 301, 314.
- MARSHAK, A. 706.
- MASSART, L. 200.
- MATTHEY, K. 267, 269, 362, 367.
- Matrix 706.
- MATSCHEK, H. 381, 384, 387, 390 bis 393.
- Matsucoccus* 689.
- MATTHEY, R. 447.
- MAYR, E. 420, 472, 474.
- McCLINTOCK, B. 316, 324, 447.
- McDONALD, M. R. 491.
- McFARLANE, M. 201.
- McKELVEY, S. D. 617.
- McMANUS, J. 201, 202.
- McMASTER, R. D. 489—521 (TAYLOR and M.: Autoradiographic and microphotometric studies of DNS during microgametogenesis in *Lilium*).
- MEAKER, S. R. 61.
- MEDES, G. 657, 673.
- MEHRA, P. N. 535.
- Meiose (s. a. Oogenese, Spermatogenese), achiasmatische 80, 381—396.
- , atypische bei *Scutigera* 673—676, 688 bis 694.
- parthenogenetischer Curculioniden 630.
- , Störungen bei *Secale*- und *Triticum-Agropyrum*-Bastarden 314—329.
- Meiosestadien, Variabilität innerhalb einer Knospe von *Oenothera* 93—96.
- MEIXNER, J. 2.
- MELANDER, Y. 43.
- Melortha hippocastani* 25.
- Melophagus* 689.
- MERRIAM, R. W. 522—538 (M. and RIS: DNA content of nuclei in various tissues of honeybees).
- Metaphase, stoffliche Verhältnisse 228.
- MEURMAN, O. 569, 614.
- MICHAELIS, L. 200.
- MICHEL, K. 229.
- Mikrogametogenese, DNS-Gehalt bei *Lilium* 489—521.
- Mikrospmatogenese bei *Scutigera* 673 bis 676.
- Mikrospormien bei *Scutigera*, Befruchtungsfähigkeit 677.
- MIKULSKA, J. 627, 628, 632, 634, 644, 645.
- MILOVIDOV, P. F. 166.
- Miopteriginæ* 79, 80, 81, 87.

- MIESKY, A. E. 47, 74, 165, 211, 524, 525.
 MITCHELL, J. H. 45, 46, 54.
 Mitose, Beeinflussung durch Benzimidazol und 5-Aminourazil 45—60.
 —, Mechanik der Chromosomenbewegung 199—236.
 —, vorbereitende Veränderung des Kernsaftes 203, 204.
 Mitosecyclus, DNS-Gehalt der Chromosomen 115—134, 158.
 MOENCH, G. L. 61.
 MOFFETT, A. 617.
 MONNÉ, L. 201, 203, 227.
 MONTALENTI, G. 4, 28, 29, 266, 267, 270.
 MOORE, H. B. 421, 468, 469.
 MOSES, M. J. 514, 517, 518, 523.
 MÜLLER, H. J. 26, 362.
 MÜNTZING, A. 42, 142—148 (M. and LIMA-DE-FARIA: Pairing and transmission of a small iso-chromosome in rye), 316, 363, 364, 366.
Mus 161.
Muscari 617.
 MUTSAARS, W. 200.
 NALBANDOV, A. 62.
 NAORA, H. 524.
Narcissus reflexus 548.
 NEBEL, B. R. 129, 706.
 NEEDHAM, J. 361.
 NELSON, P. K. 13, 47, 56, 517.
 NEUBERT, J. 377.
 NEUHAUS, M. J. 371.
 NEWCOMBE, H. B. 266.
Nicandra 619, 620, 621.
 — *physaloides* 586, 590—592, 601, 621.
Nicandrea 619.
Nicotiana 581, 586, 599, 619, 620, 621.
 — *glauca* 583.
 — *langsdorffii* 583—585.
 — *plumbaginifolia* 583.
Nierembergia coerulea 596, 597.
 NIYAMA, H. 397.
Nolana atriplicifolia 596.
 Non-Disjunktion und Chromosomenfeld 363, 364.
 — bei *Purpurea* 427, 443, 444.
 — bei *Secale* 142.
Notodromas monacha 397—418.
 Nucleinsäuren (s. a. DNS und RNS), Hydrolyse mit HCl und Nucleasen 497—501.
 OEHLKERS, F. 91, 96, 110, 113, 238, 260, 261, 271, 278, 279, 285—289, 294, 296, 301, 600, 613, 616.
Oenothera 91—114, 237—276, 277—300, 301—313, 393, 600, 601.
 — *albicans* × *stringens* 301—313.
 — *biennis* 282.
 — *chicaginensis* × *Hookeri* 91—114, 237 bis 276.
 — *franciscana* 277—300.
 — *franciscana* × *Hookeri* 91—114, 237 bis 276.
 — *franciscana* × *Lamarckiana* 277 bis 300.
 — *grandiflora* 277—300.
 — *Hookeri* 277—300.
 — *Hookeri* × *Johannsen* 91—114, 237 bis 276.
 — *Hookeri* × *Lamarckiana* 277—300.
 — *Hookeri* × *suaveolens sulfurea* 277 bis 300.
 — *Lamarckiana* 277—300.
 — *Lamarckiana* × *grandiflora* 277—300.
 — *Lamarckiana* × *suaveolens sulfurea* 277—300.
 — *suaveolens sulfurea* × *Hookeri* 91 bis 114, 237—276, 277—300.
 — *suaveolens sulfurea* × *Lamarckiana* 277—300.
 — *suaveolens sulfurea* × *strigosa* 91 bis 114, 237—276.
 OGAWA, K. 658, 670.
 OGUMA, K. 88, 89.
 OGUR, M. 125, 514, 516.
 OKSALA, T. 3, 21, 266.
Oligoncininae 79, 81, 82.
Oligonix dohrnianus 82.
 Oogenese von *Ectocyclops* 383—388.
 — von *Parascaris* 175—198.
 — von *Purpurea* 422—445.
Ornithogalum 139, 617.
 ORNSTEIN, L. 150, 517, 661, 663.
Oryctes nasicornis 25.
Osmunda 227.
 ÖSTERGREN, G. 42, 222, 228, 229, 363, 444, 705, 706.
Otiorrhynchinae 627, 628, 656.
Otiorrhynchus anthracinus 637, 644, 645.
 — *arcticus* 652.
 — *atroapterus* 652.
 — *carmagnolae* 630, 648.
 —, Chromosomenzahl 630.

- Otiorrhynchus chrysocomus* 630, 644, 647, 649.
 — *dubius* 644, 650.
 — *fuscipes* 630.
 — —, Chromosomenzahl 630.
 — *gemmatus* 644.
 — *ligustici* 644.
 — *meridionalis* 630.
 — —, Chromosomenzahl 630.
 — *morio* 630.
 — —, Chromosomenzahl 630.
 — *niger* 630, 637, 638, 644, 648.
 — *paucicollis* 630, 631, 644.
 — *rugifrons* 630, 637, 642, 644, 647.
 — *salicicola* 630.
 — —, Chromosomenzahl 630.
 — *salicis* 631, 644, 647, 650.
 — *scaber* 637, 639, 642—644, 647—651.
 — *singularis* 632, 644, 648.
 — *subcostatus* 630, 633, 644.
 — *subdentatus* 637, 640, 643, 644, 648.
 — *sulcatus* 633, 644, 650.
 — *vehemens* 630.
 — —, Chromosomenzahl 630.
 OTTESEN, J. 513.
 OWEN, A. R. 270.
Oxyopsis 86, 87, 89.
 — *rubicunda* 79, 85, 86.
 — —, Chromosomenzahl 85, 86.
 P³²-Aufnahme und DNS-Verdoppelung in der Mikrogametogenese von *Lilium* 489—521.
 Paarung s. Chromosomenpaarung, Sekundärpaarung.
 Paarungsausfall bei *Scutigera* 643—676, 688—694.
 — — und DNS/Histon-Verhältnis 690 bis 692.
 Pachytänstrukturanalyse, Chromosomengradient und Chromosomenfeld bei *Agapanthus* 341—370.
 —, Isochromosom von *Secale* 146—148.
 — von *Solanaceae* 539—626.
 PAI, S. 197.
 PAINTER, T. S. 20, 197.
Paracentrotus lividus 214.
Paracyclops affinis 390, 392.
Parascaris equorum, Oogenese 175—198.
Parastagmatoptera 89.
 Parthenogenese bei *Curculionidae* 627 bis 653.
 Parthenogenese bei *Curculionidae*, Eireifung 630.
Passiflora 354.
 PASTELS, J. 125, 127, 128, 149, 160, 175, 197, 213, 220, 227, 517, 518.
 PATAU, K. 47, 149—169 (P. and SWIFT: DNA-content of nuclei during mitosis in a root tip of onion), 266, 517, 523, 524, 532.
 PATIL, R. P. 47.
 PATTERSON, J. T. 172.
 PAVAN, C. 366.
 PAYNE, F. 689.
 PELC, S. R. 125, 126, 159, 489, 514, 517.
 PENECKE, K. A. 634.
Peritelus hirticornis 637, 641, 643, 644, 648, 649.
 PERSIDSKY, M. D. 150.
 PETERS, N. 566, 614.
 PETO, F. H. 316.
Petunia 561, 581, 596—599, 602, 610, 619 bis 621.
 PFEIFFER, H. 221.
Phanaeus igneus 26.
Phleum pratense 316.
 Phosphoproteide 501—508, 514.
Phylloclates 87.
 — *tripunctata* 82.
Physalis 561, 599, 602, 619—621.
 — *alkekengi* 595, 596.
 — *franchetii* 595, 596.
 — *minima* 595, 596.
 — *philadelphica* 595—597, 610.
 PLAUT, G. W. E. 62.
 PLAUT, W. S. 490, 514.
 PLENTL, A. A. 46.
 PLOTNIKOWA, T. W. 314.
 POA 110—112.
 Point errors s. Pseudochiasmata.
 POISSON, R. 397.
 POLLISTER, A. W. 74, 116, 211, 491, 493, 523, 661.
Polydrosus mollis 634, 644, 645, 647, 650.
 Polyploidie (s. a. DNS-Gehalt) in der Wurzel von *Bryonia* 135—141.
 — und Körpergröße bei *Curculionidae* 642—644.
 — bei parthenogenetischen *Curculionidae* 630—655.
 — bei *Solanum* 552, 565—573, 608, 609, 611—616.
 —, somatische, bei *Aphodius* 1—32.

- Polyploidiestufen innerhalb eines Gewebes 532, 533, 536.
 Polysaccharide im Centrosom 202.
 — im Cytoplasma 202.
 — im Kernsaft 203.
 — in der Spindel 206.
 Polysomatie s. Polyploidie.
 POMERAT, C. M. 659.
 Populationen und Strukturheterozygotie bei *Purpura* 419—478.
 PORTMANN, A. 421.
 Position effect und Chromosomenfeld 364 bis 366.
 POST, J. J. 93.
 Praeprophase 227.
 PRAKKEN, R. 110, 111, 316.
 PRINGLE, R. B. 54.
 Prometaphase 228.
 Prometaphasestreckung bei *Purpura* 422 bis 445.
 — bei *Notodromas* 405.
 — bei *Thesprotia* 81.
 — bei *Tithone* 82.
Promiopteryx granadensis 79, 80.
 —, Chromosomensatz 80, 87.
 PROPACH, H. 611.
 Prophase 228.
 — Hemmung durch Chemikalien 162.
 —, Veränderung des Kernsaftes 203, 204.
 Proteine, basische, im Centrosom 202.
 —, —, im Cytoplasma 202.
 PROWAZEK, S. 25.
Prunus 708.
 PRUSOFF, W. H. 54.
Psammochinus miliaris 203.
Pseudocanthops medusa 85.
 Pseudochiasmata, Auslösung durch Chemikalien 705.
 — und Chromosomenfeld 364.
 —, intercalare 700.
 — und Meiosekonfigurationen 703, 704.
 — bei *Scilla* 696—708.
 —, terminale 700.
 Pseudochromomeren bei *Notodromas* 400, 401.
Pseudomiopteryx infusca 80, 87, 88
Purpura lapillus, Chromosomendimorphismus, intraspezifischer 419—478.
 —, Chromosomenzahlen 445—448.
 —, numerische Formen und Verbreitung 448—466.
Purpura, Oogenese 422—445.
 —, Strukturheterozygotie 427—448.
 Quadrivalente 411, 412.
 Quastel, J. H. 45.
 RANCKEN, G. 569, 614.
 RANDALL, J. T. 62, 221.
Ranunculaceae 600.
 RAPKINE, L. 224.
 RASCH, E. 517, 660.
Rattus 160.
 RAVEL, J. M. 54.
 Reduktionsteilung s. Meiose.
 REED, B. P. 62.
 REED, C. I. 62.
 REES, H. 364, 704.
 REHN, J. A. G. 89.
 REICHARD, P. 46.
 REINDORF, E. C. 20.
 REISNER, D. H. 539.
 RENNER, O. 96, 278, 282, 288, 294—297.
 RESENDE, F. 136, 297, 617.
Rhabdonema nigrovenosum 194.
 RHOADES, M. M. 358, 365, 447.
Rhoeo 110, 159, 163.
Rhynchosciara angela 366.
 RIBBANDS, C. R. 25.
 RICHARDSON, M. 323.
 RIES, E. 220.
 Riesenchromosomen von *Drosophila immigrans* 170—174.
 RUSFELDT, O. 62.
 RIS, H. 47, 74, 116, 125, 161, 165, 211, 220, 416, 491, 522—538 (MERRIAM and R.: DNA content of nuclei in various tissues of honeybees).
 RNS 489—521.
 — im Centrosom 202.
 — im Cytoplasma 202.
 — im Kernsaft 203.
 — in der Spindel 205, 206, 221.
 ROBERTSON, W. 447.
 ROBERTSONSCHE Beziehung 445—448, 470.
 ROGERS, L. L. 54.
 ROLL 46.
 ROMAN, H. 363, 364.
 Röntgenbestrahlung, Subchromatidenbrüche 696—708.
 —, Trennung von attached-X von *Drosophila* 371—380.
 ROSEN, G. U. 514.

- ROSENBERG, O. 213.
 RUEBUSH, T. 689.
 RUSSELL, P. 45.
 RUTISHAUSER, A. 696—709 (LA COUR and R.: Sub-chromatid breakage in endosperm of *Scilla sibirica*).
 RUTTLE, M. L. 135, 138.
- Sabellaria* 206, 220, 225.
Salpiglossidae 619.
Salpiglossis 619.
 — *sinuata* 596.
 SALUSTE, E. 46.
 Sammelchromocentren bei *Aphodius* 16.
 Sammelchromosomen von *Parascaris* 175 bis 198.
- SANDRITTER, W. 201.
Saracha 621.
 — *jaltomata* 593, 594, 597.
 Satelliten 548, 606, 607.
 SATO, D. 548, 617.
 SAUNDERS, W. B. 61.
 SAX, K. 617.
 SCHAEDE, R. 230.
Schizanthus 619—621.
 — *pinnatus* 586, 587, 591, 597, 621.
 SCHLEIF, W. 398.
 SCHMALZ, J. 398, 403, 404, 407, 411, 413.
 SCHMIDT, W. J. 221, 225.
 SCHNALL, M. D. 62.
 SCHNEIDER, W. 201.
 SCHOENHEIMER, R. 46.
 SCHRADER, F. 25, 42, 61—78 (LEUCHTENBERGER, S., WEIR and GENTILE: DNA content in spermatozoa of fertile and infertile human males), 124, 125, 132, 193, 199, 201, 205, 213, 214, 222, 223, 229, 517, 522, 535, 658, 688—690, 693.
- SCHRAMM, G. 221.
 SCHREIBER, G. 131.
 SCHULTZ, J. 365.
Sciaphilus asperatus 635, 645.
Sciara 197.
Scilla campanulata 364, 704, 705.
 — *sibirica*, Sub-Chromatidenbrüche 696 bis 708.
Scopolia 621.
 — *carniolica* 581, 587—591, 593, 608, 614, 615, 621.
Scrophulariaceae 600, 619.
- Scutigera forceps*, Chromosomenzahl 667.
 — —, DNS-Gehalt in Meiose 677—680, 688—694.
 — —, Geschlechtschromosomen 668, 669.
 — —, Hodenbau 663—665.
 — —, Meiose in Makro- und Mikrospermatogenese 667—676.
 — *coleoptrata* 659.
Secale-Agropyrum-Bastarde, meiotische Fragment- und Brückenbildung 314 bis 329.
Secale cereale 41, 42, 110, 111, 330, 354, 543, 588, 590.
 — —, Chromosomengradient 330—369.
 — —, Isochromosomen 142—148.
 SEILER, J. 394, 628, 633, 644—646, 649.
 Sekundärpaarung 611—616.
 — bei *Solanum* 567, 568, 612—614.
 SESHACHAR, B. R. 161, 227.
 SEYMOUR, F. O. 62.
 SHARMANN, G. B. 443.
 SHETTLES, L. B. 62.
 SHIVE, W. 54.
 SIBATANI, A. 524.
 SINGH 325.
 SKIPPER, H. E. 46, 54.
 SLATIS, H. M. 479—488 (BOYES and S.: A biometrical study of the chromosomes of *Hylemya*).
 SLAUTERBACK, D. 227.
 SLIZYNSKI, B. M. 706.
 SMITH, L. 326.
 SMITH, S. G. 22, 25.
 SNELL, E. E. 45.
 SNODGRASS, R. E. 536.
Solanaceae, Systematik und Cytologie 616—622.
 —, Pachytänstrukturanalyse 539—626.
Solaneae 619.
Solanum 619, 621.
 — *aculeastrum* 560—565, 576, 579, 580, 606.
 — *atropurpureum* 560—565, 576, 579, 580, 604, 606.
 — *aviculare* 565—573, 575, 598, 611, 612, 614, 615.
 — *caldasi* 556—560, 575, 579.
 — *chacoense* 556—560, 576, 579, 580, 604, 606.
 — *demissum* 565—573.
 — *dulcamara* 556—560, 576—578, 604.
 — *echegarayi* 556—560, 576, 577.

- Solanum gilo raddi* 556—560, 576, 580, 604.
 — *gracile* 565—574, 576, 577.
 — *heterodoxum* 560—565, 580, 600, 602, 606.
 — *hirsutum* 552—556, 576, 578, 604, 606.
 — *humboldtii* 552—556, 576, 578, 604, 606.
 — *infundibuliforme* 556—560, 576, 577.
 — *luteum* 565—573, 576, 577, 580, 614, 615.
 — *lycopersicum* 354, 356, 544—552, 574, 576, 579, 580, 591, 606.
 — *melongena* 560—565, 574, 576, 577, 580, 606.
 — *memphiticum* 565—573, 576, 578, 580, 604, 606, 608, 611, 618.
 — *nigrum* 565—573.
 — *peruvianum* 552—556, 576, 578, 604, 606.
 — *pimpinellifolium* 552—556, 576, 578, 604.
 — polyploide Arten 552, 565—573, 608, 609, 611—616.
 — *pyracanthum* 560—565, 580, 602, 606.
 — *racemigerum* 606.
 — *rostratum* 556—560, 576, 580, 606.
 — *seajorthianum* 565—573, 576, 577, 579, 590, 601, 604, 605, 614, 618.
 — *sisymbriifolium* 560—565, 598.
 — *sodomaeum* 556—560, 576, 580.
 — *tomatillo* 552—556, 576, 578.
 — *tuberosum* 565—573, 612—615.
 — *viride* 565—573.
Solenobia triquetrella 628, 645—647, 649.
 Somatische Paarung bei *Aphodius* 22.
Sorghum 355, 363, 600.
 SUOMALAINEN, E. 26, 27, 627—655 (Zur Cytologie der parthogenetischen Curculioniden der Schweiz).
 SPARROW, A. H. 699, 706, 707.
 Spermatogenese von *Ectocyclops* 388, 389.
 — bei *Manteidae* 79—90.
 — bei *Notodromas* 398—413.
 — bei *Scutigera*, Makrospermatogenese 667—673.
 — „Mikrospermatogenese 673—676.
 Spermien, Fertilität und DNS-Gehalt 61—78.
 SPIEGELMANN, S. 201.
 Spindel, stoffliche Zusammensetzung 205, 206.
 Spindelansatzstelle s. Kinetochor.
 Spindelbildung, Veränderung des Kernsaftes 203, 204.
 — nach Colchicinbehandlung 206—212.
 Spindelgradienten 224, 225.
 Spiralisation s. Chromosomenkontraktion.
Stagmatoptera 89.
Stagmomantis 80, 87—89.
 STAIGER, H. 381, 390, 394, 397, 419—478 (Chromosomendimorphismus bei *Purpura lapillus* in Beziehung zur Ökologie).
 STANGE, L. 278, 290, 292, 296, 297.
 STEBBINS, G. L. 316, 325, 600, 617, 618.
 STEIN, E. 28.
 STEINITZ, L. M. 163.
 STEVENS, C. E. 513.
 STICH, H. 199—236 (Stoffe und Strömungen in der Spindel von *Cyclops strenuus*), 382.
 STIERLIN, G. 630—638, 641, 648.
 Stickiness s. Chromosomen-Klebrigkeit.
 STOKES, J. 54.
 STONE, W. 172.
 STOWELL, R. E. 63, 116, 492, 524.
 STRAUB, J. 96, 110, 129, 278, 296, 612, 613.
Strongylus paradoxus 194.
Strophosomus melanogrammus 635, 645.
 Strukturheterozygotie (s. a. Komplexheterozygotie) bei *Purpura* 427—448.
 STURTEVANT, A. H. 364.
 Subchromatidenbrücken bei *Scilla*, strahleninduzierte 696—708.
 SUMMERSON, W. H. 62.
 SUTHERLAND, J. E. 54.
 SVÄRDSON, G. 22, 27.
 SVESHNIKOVA, I. N. 617.
 SWANN, M. 221, 223—225.
 SWANSON, C. P. 706.
 SWIFT, H. 47, 56, 124, 125, 127, 149—169 (PATAU and S.: DNA-content of nuclei during mitosis in a root tip of onion) 211, 227, 489, 492, 514, 517, 518, 523, 524, 527, 660.
 Synthesephase 227.
 Systematik und Karyotypus 79—90, 391, 392, 539—626.

- TAFT, E. 201.
Talaeporia 394.
Tamalia 416.
 TANAKA, T. 74—76.
Tauromantis 80.
 TAYLOR, J. H. 125, 227, 469—521 (T. and McMASTER: Autoradiographic and microphotometric studies of DNS during microgametogenesis in *Lilium*).
 TEDIN, O. 352.
 Teilungscyclus, DNS-Gehalt der Chromosomen 121, 122, 125, 158, 508—513, 518, 677, 680, 688—694.
 Telomeren und Chromosomenfeld 362.
 — und Chromosomengradient 356, 357.
 T-Enden 41, 42.
 TEORELL, T. 221.
 TEPLY, L. J. 54.
Thalictrum 600.
Thereuonema hilgendorfi 658.
Thesprotia 84.
 — *filum* 79, 81, 82.
 — —, Chromosomensatz 81, 82.
 — *graminis* 79, 81, 82.
 — —, Chromosomensatz 81, 82.
 THIELE, H. 203, 223.
 THIEM, H. 633.
 THOMAS, P. T. 363.
 Thymonucleinsäure s. DNS.
 TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. 469.
Tipulidae 214.
Tipula paludosa 220.
Tithone 86, 87.
 — *roseipennis* 79, 82, 83.
 — —, Chromosomensatz 82—84.
 TJIO, J. H. 331, 705.
 TOMASI, J. A. DE 177.
Toreniaournieri 613.
Toxascaris 689.
Trachyphloeus bisoveolatus 644.
 TRACY, M. M. 513.
Tradescantia 159, 227, 513—518, 613.
Trifolium repens 110.
Trillium 705.
Trimerotropis sparsa 470.
Triticum-Agropyrum-Bastarde, meiotische Fragment- und Brückenbildung 314—329.
Triticum monococcum 326.
 Trivalente bei *Purpura* 427—450.
 — —, Metaphaseeinordnung 443.
 TROEDSSON, P. H. 689.
Tropiphorus carinatus 630, 636, 645.
 — *cucullatus* 630, 645.
 TUZET, O. 658.
 UBISCH, H. VON 46.
 UBISCH, L. VON 197, 355.
Ulophysema öresundense 43.
 Univalente bei *Secale*- und *Triticum-Agropyrum*-Bastarden 314—329.
 UPCOTT, M. B. 267.
 VANDEL, A. 651.
Vates 98.
Vatinae 82, 85, 86, 89.
 VENDRELY, C. 62, 74, 115, 677, 693.
 VENDRELY, R. 62, 74, 115, 201, 211, 677, 693.
 VERMUND, H. 513.
Vicia 159, 265, 517, 617.
 — *jaba*, DNS-Gehalt und Kerngröße im Wurzelmeristem 115—134.
 VIRKKI, N. 1—32 (Kernanalyse der somatischen Hodenzellen der *Aphodius*-Arten).
 VITAGLIANO, G. 266.
 WADA, B. 221, 227, 228.
 WAKONIG, T. 705, 706.
 WALKER, P. M. B. 518.
 WALTERS, M. S. 314, 316, 321, 324, 325, 327.
 WALTON, A. C. 689.
 WARD, C. L. 172.
 WARTERS, M. 362.
 WEBB, M. 212.
 WEIR, D. R. 61—78 (LEUCHTENBERGER, SCHRADER, W., and GENTILE: DNA content in spermatozoa of fertile and infertile human males).
 WEISS, P. 361.
 WERFF, H. VAN DER 45, 46.
 WETTSTEIN, R. v. 619.
 WHARTON, L. T. 172.
 WHITAKER, T. W. 617.
 WHITE, M. J. D. 26, 88, 197, 413, 436, 443, 447, 470, 471, 688.
 WHITING, P. W. 522.
 WIEBALCK, U. 278.
 WIDSTRÖM, G. 116.
 WILKES, A. 479.
 WILSON, E. B. 689.
 WILSON, G. F. 637.
 WISLOCKI, G. B. 62.

- Withania* 621.
— *somnifera* 581, 591—593, 601, 614, 615.
WOODS, D. D. 45.
WOODS, P. S. 45—49 (DUNCAN and W.: Some cytological aspects of antagonism in synthesis of nucleic acid), 162.
WOOLDRIDGE, W. R. 45.
WOOLLEY, D. W. 45, 54, 55.
WRIGHT, S. 467, 474.
WULFF, H. D. 135, 139.
Xenopyxis latifrons 27.
YAMASHITA, K. 316.
YAO, T. 197.
YATES, F. 280.
YATES, H. B. 518.
Yucca 617.
ZAMENHOF, S. 62.
Zea mays 139, 326, 354, 358.
ZEUTHEN, E. 227.
ZITTLE, C. A. 62.
ZÜRN, K. 278.
Zytomixis bei *Secale*- und *Triticum-Agro-*
pyrum-Bastarden 313, 322.
-

